F. SCHENCK u. A. GÜRBER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

DRITTE AUFLAGE

22101439127

Med
K10528

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b28054222

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

FÜR

STUDIERENDE DER MEDICIN

VON

Professor Dr. **F. SCHENCK** in Marburg. und Dr. phil. et med. **A. GÜRBER** in Würzburg.

Dritte Auflage.

MIT 46 ABBILDUNGEN.

STUTTGART.
VERLAG VON FERDINAND ENKE.
1904.

WELLCOME INSTITUTE
LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No. 4 T

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart

Aus dem Vorwort zur ersten Auflage.

Unter den Studierenden der Medicin besteht vielfach, wie wir aus öfter an uns gerichteten Fragen entnommen haben, der Wunsch nach einem Leitfaden der Physiologie des Menschen, der die wichtigsten Lehrsätze in knapper Form enthält und dem Anfänger die Uebersicht über dieses Gebiet erleichtert. Es gibt allerdings schon solche Kompendien — wir nennen die von Oestreich, Breitenstein, Schmidt, Peter u. a. Diese können jedoch wohl nicht ernstlich als Lehrmittel für den physiologischen Unterricht in Betracht kommen; denn sie enthalten manche recht grobe Fehler. Trotzdem werden sie viel von den Studierenden benutzt. Es erschien uns der Versuch angebracht, diesen Büchern Konkurrenz zu machen, und wir haben aus dem Grunde das vorliegende Buch, einer Aufforderung der Verlagsbuchhandlung folgend, geschrieben.

Was die Anordnung des Stoffes anlangt, so glauben wir nicht wesentlich von dem hergebrachten bewährten System abgewichen zu sein. Unser Bestreben war, möglichst das in den Vordergrund der Darstellung zu bringen, was als tatsächlich allgemein anerkannt gilt, dagegen auf eine Diskussion unentschiedener Fragen nicht einzugehen. Freilich war es nicht ganz zu vermeiden, auch hie und da Hypothetisches zu streifen.

Die physiologische Methodik ist nur kurz behandelt, vielfach sogar nur mit wenigen Worten angedeutet. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden und Apparate entsprach nicht dem beabsichtigten Umfange des Buches und durch eine kürzere Darstellung der Methodik wäre vielleicht bei dem Studierenden die irrige Ansicht erweckt worden, daß nur Weniges zum Verständnis derselben erforderlich sei. Es erschien uns ein kurzer Hinweis meist

genügend, weil der Studierende daraus am ehesten entnehmen kann, daß unser Buch durchaus nicht alles enthält, was er wissen muß, und daß das Studium des Buches vielleicht den Ueberblick über das Gesamtgebiet der Physiologie erleichtert, aber keineswegs den Besuch der Kollegien und Kurse, sowie die Benutzung eines größeren Lehrbuchs ersetzen kann.

Die Figuren des Buches sind meist Nachbildungen von solchen Figuren, die sich in bekannten Lehrbüchern und Originalabhandlungen finden.

Ganz besonderen Dank schulden wir Herrn Professor Fick, der uns bei der Abfassung des Buches mit seinem Rate zur Seite stand.

Würzburg, im Oktober 1897.

Vorwort zur dritten Auflage.

Auch bei der Bearbeitung der dritten Auflage sind wir bestrebt gewesen, der ursprünglich gestellten Aufgabe treu zu bleiben.

Marburg und Würzburg, im Januar 1904.

Professor F. Schenck. Dr. A. Gürber.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort V
Inhaltsverzeichnis VII

Einleitung. **Allgemeine Physiologie** 1

1. Teil.

Stoffwechsel.

Kapitel I. Die chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers 9
„ II. Blut 43
„ III. Blutgase und Chemie der Atmung 48
„ IV. Blutbewegung 51
„ V. Atembewegungen 66
„ VI. Lymphe, Lymphdrüsen, Milz 73
„ VII. Sekretionen 76
„ VIII. Nahrung 96
„ IX. Verdauung der Nahrungsstoffe 105
„ X. Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe . . 119
„ XI. Die Veränderungen des Blutes in den Organen und die inneren Sekretionen 126
„ XII. Der Gesamtstoffwechsel 131

2. Teil.

Kraftumsatz und Kraftauslösung.

„ XIII. Tierische Wärme 150
„ XIV. Allgemeine Muskelphysiologie 155
„ XV. Specielle Bewegungslehre 170

Seite

Kapitel XVI. Allgemeine Nervenphysiologie 183
„ XVII. Rückenmark 192
„ XVIII. Gehirn 199
„ XIX. Periphere Nerven, Sympathicus 212
„ XX. Allgemeines über die Sinnesorgane 216
„ XXI. Gesichtssinn 217
„ XXII. Das Ohr 242
„ XXIII. Geruchssinn 252
„ XXIV. Geschmackssinn 253
„ XXV. Hautsinn 255
„ XXVI. Organempfindungen 259

3. Teil.

Fortpflanzung und Entwicklung.

„ XXVII. Die Zeugung 261
„ XXVIII. Physiologie des Embryo 266
„ XXIX. Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett 276
„ XXX. Die Entwicklung des Körpers nach der Geburt . . 278

Sachregister 283

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom normalen Leben. Sie wird eingeteilt in:

1. allgemeine Physiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Lebenseigenschaften oder vom Wesen der lebendigen Substanz;

2. specielle Physiologie, d. i. die Lehre von den Lebenserscheinungen der einzelnen Lebewesen (z. B. Mensch, Tiere, Pflanzen) und der einzelnen Organe dieser Lebewesen.

Das folgende enthält die Hauptsätze der Physiologie des Menschen. Zur Einleitung sei ein kurzer Ueberblick über die allgemeine Physiologie vorausgeschickt.

Allgemeine Physiologie.

§ 1. Stoff- und Kraftwechsel. Reizbarkeit.

Die **lebendige Substanz** enthält keine anderen Elementarstoffe und Kräfte, als die leblose Natur. Es gibt keine besondere „Lebenskraft". Die Lebenseigenschaften beruhen auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz. Die Zusammensetzung dieser Substanz ist nicht bekannt; wahrscheinlich ist sie ein Gemisch verschiedener Körper, deren wesentlichster Teil Eiweiß ist.

Die Lebensvorgänge bestehen in chemischen und physikalischen Processen, dem Stoff- und Kraftwechsel.

Der **Stoffwechsel** besteht darin, daß die Lebewesen einerseits die organischen Verbindungen, aus denen ihr Körper aufgebaut ist, fortwährend spalten und unter Zutritt von Sauerstoff oxydieren, wobei einfache Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und ein-

2. physikalische, und zwar mechanische (Stoß, Zerren), thermische (Erwärmen) und photische (Licht, das z. B. die Netzhaut erregt). Die Wirkung dieser physikalischen Reize läßt sich auf ein gemeinsames Princip zurückführen, d. i. die Erschütterung, durch welche die der Erregung entsprechende chemische Umsetzung ausgelöst wird.

Substanzen, die durch Erschütterung zersetzt werden, sind die Explosivkörper, d. s. Verbindungen mit labiler Bindung der Atome, die bei der Zersetzung in stabilere Verbindungen zerfallen. Die erregbare Substanz der Lebewesen ist vielleicht auch solch eine labile Verbindung.

Einflüsse, die den Stoff- und Kraftwechsel herabsetzen, heißen lähmende Mittel und ihr Effekt heißt **Lähmung.** Der Lähmungszustand, in dem die Lebensäußerungen ganz aufhören, ohne daß jedoch die Lebensfähigkeit vernichtet ist, heißt latentes Leben oder **Biostition.** In Biostition befinden sich z. B. manche Lebewesen bei den niedrigsten, dem Leben noch nicht schädlichen Temperaturen, ferner eingetrocknete Pflanzensamen, Sporen der Bakterien.

Starke Erregung kann auch Ursache von Lähmung sein, die man dann **Ermüdung** oder Erschöpfung nennt, und die teils durch zu großen Verbrauch des erregbaren Materials, teils durch schädliche Wirkung der im erregbaren Gebilde angehäuften Dissimilationsprodukte (Ermüdungsstoffe) bedingt ist. Ein in Ruhe gelassenes ermüdetes Gebilde erholt sich durch Wiederersatz des erregbaren Materials und durch Entfernung der Ermüdungsstoffe.

§ 2. Physiologische Bedeutung der Formelemente der Lebewesen.

Mit dem eigenartigen chemischen Aufbau der lebendigen Substanz hängt auch die Struktur oder Organisation der Lebewesen zusammen.

Die Strukturelemente, aus denen alle Lebewesen aufgebaut sind, heißen **Zellen.** Die charakteristischen Bestandteile jeder Zelle sind:

1. das **Protoplasma,** eine gallertige Masse, die mehr oder weniger Struktur (Protaplasmagerüst) zeigt;

2. ein oder mehrere im Protoplasma befindliche **Kerne,** meist kuglige Gebilde, bestehend aus Kerngerüst, Kernsaft, Kernmembran und Kernkörperchen.

Protoplasma und Kern sind die Träger des Lebens.

Die Zellen, aus denen die Lebewesen bestehen, sind physiologisch sehr ungleichwertig. Vom physiologischen Gesichtspunkte kann man sie einteilen in zwei Gruppen:

1. Zellen, die für sich allein existenzfähige Lebewesen (physiologische Individuen) sind, z. B. alle einzelligen Organismen (Protisten), das sind Zellen, denen alle physiologischen Verrichtungen zukommen, die zur Erhaltung des Lebens nötig sind.

Einfachere physiologische Individuen als Zellen sind uns nicht bekannt. Teile von Zellen (abgetrennte Protoplasmastücke, einzelne Kerne) sind für sich allein nicht existenzfähig.

2. Zellen, die nicht für sich allein, sondern nur in physiologischem Zusammenhang mit anderen Zellen existenzfähig sind, weil in ihnen, als den Gliedern eines Organismus, einzelne physiologische Verrichtungen besonders stark ausgebildet, andere dagegen mehr oder weniger rückgebildet und von Zellen anderer Art übernommen sind. Hier bilden viele Zellen zusammen das physiologische Individuum; die zur Erhaltung des Lebens nötigen Verrichtungen sind auf verschiedene Zellen des Individuums verteilt. Da in solchen Zellen die besonders ausgebildeten physiologischen Verrichtungen fast rein hervortreten, so sind diese Zellen physiologisch einfacher, aber deshalb auch unselbständiger, als einzellige Individuen.

Alle aus vielen physiologisch differenten Zellen bestehenden Organismen entwickeln sich übrigens aus undifferenzierten Zellen. Die physiologische Differenzierung ist von einer morphologischen Differenzierung begleitet, die in den verschiedenen Zellarten zum Ausdruck kommt.

Wenn auch infolge der Arbeitsteilung den verschiedenen Zellarten verschiedene Funktionen zukommen, so müssen doch diejenigen physiologischen Verrichtungen allen Zellarten gemeinsam sein, welche gebunden sind an die für alle Zellen charakteristischen Bestandteile. Diese physiologischen Verrichtungen bestehen im allgemeinen in den Vorgängen, die den Wiederersatz der verbrauchten Substanzen und die Fortpflanzung bezwecken.

Diese Vorgänge werden beherrscht vom Zellkern. Der Zellkern der Geschlechtszellen ist auch Träger der erblichen Eigenschaften der Organismen.

Die Sonderung der lebendigen Substanz in Kern und Protoplasma ist der morphologische Ausdruck einer physiologischen Arbeitsteilung zwischen dem vorwiegend mit dem Organisationsvermögen ausgestatteten Kern und dem vorwiegend der Reaktion auf äußere Einwirkungen dienenden Protoplasma.

§ 3. Wachstum und Tod. Entstehung und Entwicklung der Lebewesen.

Ueberwiegt in einem Lebewesen die Assimilation und der Ansatz der Assimilationsprodukte über die Dissimilation, so erfolgt **Wachstum** des Organismus; überwiegt die Dissimilation, so erfolgt Körperschwund. Bei jedem Lebewesen überwiegt anfangs die Assimilation, der Körper wächst; später läßt die Assimilationsfähigkeit nach, es kommt zum Körperschwund, was zur Folge hat, daß der **physiologische Tod** oder der Tod an Altersschwäche eintritt.

Ein neues Lebewesen entsteht zur Zeit nur dadurch, daß ein abgetrennter Teil eines schon bestehenden Lebewesens entweder für sich allein oder nach Vereinigung mit einem Teile eines zweiten gleichartigen Lebewesens wächst und sich zu dem neuen Lebewesen entwickelt. Das Leben pflanzt sich vom Mutterorganismus auf den Tochterorganismus fort.

Ueber die Art der Entstehung der ersten Lebewesen auf der Erde, von denen alle späteren abstammen, ist noch nichts bekannt.

Die morphologischen Erscheinungen bei dem Wachstum und der Neubildung von Lebewesen sind die Zellvermehrung und Formentwicklung.

Die Zellen vermehren sich durch Teilung.

Dabei teilt sich der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppierte Teile. Die Kernteilung erfolgt entweder direkt durch Einschnürung des Kernes, oder indirekt dadurch, daß das Kerngerüst sich zunächst umwandelt in einen dicken, knäuelförmig gewundenen Faden; dieser Faden wird durch Querteilung in eine Zahl von Segmenten zerlegt, jedes Segment spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen Tochterkernes, die andere an der Bildung des anderen Kernes beteiligt. Von bestimmendem Einfluß bei der indirekten Kernteilung sind die Centralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kernes liegen, sich vor der Kernteilung in zwei sogenannte Polkörperchen teilen und durch Fibrillen, die von ihnen ausgehen, die Richtung, in der die Kernfragmente nach der Teilung auseinandergehen, bestimmen. (Näheres in den Lehrbüchern der Histologie.)

Die Neubildung von Organismen erfolgt entweder dadurch, daß einzelne vom Mutterorganismus durch Zellteilung losgetrennte Zellen für sich allein selbständig weiter existieren und wachsen (ungeschlechtliche Zeugung, Zeugung durch Teilung oder Knospung), oder dadurch, daß zwei Zellen, die einem oder zwei (geschlechtlich verschiedenen) Lebewesen derselben Art entstammen, sich zu einem

Lebewesen vereinigen (geschlechtliche Zeugung, Vereinigung von Ei- und Samenzelle).

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ist die Befruchtung. Dabei verschmelzen die Kerne beider Zellen zu einem Kern. Aus der befruchteten Eizelle wächst dann der neue Organismus durch Zellteilung, verbunden mit Zelldifferenzierung, heran.

Bei manchen Arten von Lebewesen (z. B. Gefässkryptogamen, Hydromedusen) wechseln Generationen miteinander ab, von denen die eine sich ungeschlechtlich, die andere geschlechtlich fortpflanzt (Generationswechsel).

Die Formentwicklung des einzelnen Lebewesens (**Ontogenese**) erfolgt so, daß der aus der einfachen Zelle oder der vereinigten Ei- und Samenzelle entstehende Tochterorganismus sich zu einer dem Mutterorganismus gleichen oder wenigstens sehr ähnlichen Form entwickelt. Der Mutterorganismus überträgt durch **Vererbung** seine Eigenschaften auf den Tochterorganismus.

Die zur Zeit existierenden Arten von Organismen haben nicht vom Beginn der Existenz des Lebendigen an schon bestanden, sondern sind durch Entwicklung aus einfacheren Formen von Lebewesen im Laufe der Zeit hervorgegangen (Entwicklung der Art, **Phylogenese**).

Die Ursache der Formentwicklung liegt in der Variabilität des Baues und der Funktionen der lebendigen Gebilde, d. h. im Grunde in der quantitativen und qualitativen Veränderlichkeit des Kraft- und Stoffwechsels. Die Ursache dieser Variabilität ist nicht bekannt.

Das Princip, aus dem die Selektionstheorie Darwins die Entstehung der Arten auf Grund der Variabilität erklärt, ist das der „natürlichen Auslese im Kampfe ums Dasein". Die Individuen einer Generation bestimmter Art unterscheiden sich infolge der Variabilität durch geringfügige Verschiedenheiten in ihrem Bau und ihren Funktionen. Den Kampf ums Dasein, den diese Individuen mit feindlichen Naturgewalten und anderen Lebewesen führen, überstehen diejenigen Individuen am besten, die dazu die günstigsten Eigenschaften haben. Diese Individuen sind daher am ehesten zu weiterer Existenz und zur Zeugung von Nachkommen auserlesen, auf welche sie die günstigen Eigenschaften vererben. Eine solche Auslese durch viele Generationen hindurch bringt schließlich Organismen hervor, die jene Eigenschaften so stark entwickelt besitzen, daß sie von ihrem Stammorganismus wesentlich verschieden erscheinen.

Die dauernde Auslese der günstigsten Abweichungen führt zur Ausbildung solcher Wesen, die den äußeren Bedingungen in hohem Grade angepaßt sind. So entsteht die **Zweckmässigkeit**, die uns an vielen Organismen und Organen auffällt.

Die Darwinsche Theorie erklärt wohl die Entstehung der Arten auf Grund der Vererbung und Variabilität, über die Ursache der Vererbung und Variabilität selbst, d. h. über die wesentlichste Vorbedingung zum Entstehen der Arten gibt sie aber keinen Aufschluß; sie reicht deshalb allein noch nicht zur Erklärung der Phylogenese aus, und vielleicht sind

sogar neben Vererbung, Variabilität und natürlicher Zuchtwahl noch andere äußere oder innere Ursachen bei der Phylogenese wirksam.

Nach einer anderen Theorie (Lamarckismus) soll, wenn auf die Nachkommen eines Lebewesens durch viele Generationen hindurch irgend welche Einflüsse stetig in gleichem Sinne verändernd einwirken, eine Aenderung des Baues und der Funktionen resultieren können, die erblich wird und so zum Entstehen einer neuen Art führt.

Von einigen Autoren wird auch angenommen, daß von vornherein eine gewisse Tendenz in der lebendigen Substanz zur Entwicklung und zur Vervollkommnung vorhanden sei.

§ 4. Körperliches Leben und Seelenleben.

Die Physiologie hat die Aufgabe, die objektiv nachweisbaren Lebensvorgänge zu erforschen. Es gibt außer den objektiv nachweisbaren Lebensvorgängen aber noch solche, die bloß subjektiv wahrzunehmen sind, das sind die Vorgänge des Seelenlebens, die Bewußtseinszustände und -vorgänge. Erforschung des Seelenlebens ist Aufgabe der Psychologie.

Psychische Vorgänge sind stets begleitet und abhängig von physiologischen Vorgängen im Centralnervensystem. Es fällt natürlich der Physiologie die Aufgabe zu, das Wesen der physiologischen Vorgänge zu untersuchen, die mit psychischen verknüpft sind. Deshalb kann der Physiologe in der Lehre vom Centralnervensystem und den Sinnesorganen die Tatsachen der Psychologie nicht unberücksichtigt lassen, wenn es auch nicht seine Aufgabe ist, die psychischen Erscheinungen zu erklären.

Entsprechend den Hauptlebenserscheinungen teilen wir die Physiologie des Menschen ein in:

1. die Lehre vom Stoffwechsel;
2. die Lehre vom Kraftwechsel und der Kraftauslösung;
3. die Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung.

---

1. Teil. Stoffwechsel.

Die brennbaren Bestandteile unseres Körpers erleiden fortwährend chemische Aenderungen, indem sie unter Zutritt des eingeatmeten Sauerstoffs verbrennen.

Die Verbrennungsprodukte werden aus den Geweben, in denen die Verbrennungen vor sich gehen, durch die Blut- und Lymphcirkulation entfernt und aus dem Körper ausgeschieden, und zwar die Kohlensäure gasförmig durch die Lungen, die anderen Endprodukte des Stoffwechsels durch Drüsen.

Damit der Körper auf seinem Bestande bleibt, muß ihm neues Brennmaterial von außen her immer wieder zugeführt werden. Das geschieht durch die Aufnahme der Nahrungsstoffe, die durch die Verdauung aufnahmefähig gemacht und nach der Resorption durch das Blut den Geweben zugeführt und assimiliert werden.

Die Lehre vom Stoffwechsel umfaßt demnach folgende Teile der Physiologie:

1. die chemischen Bestandteile des Körpers und ihre physiologische Bedeutung;
2. Blut, Blutgase und Atmung, Blutbewegung, Atembewegungen, Lymphe;
3. Sekretionen;
4. Ernährung, Nahrungsstoffe, Nahrungsmittel, Verdauung, Resorption und Assimilation der verdauten Nahrungsstoffe;
5. Uebersicht über den Gesamtstoffwechsel.

Kapitel I. Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers.

Der Körper besteht aus 15 Elementen, die ungefähr in folgenden Mengen vorkommen:

Kohlenstoff:	18,5 %,	Sauerstoff:	65,0 %,
Wasserstoff:	11,0 „	Stickstoff:	2,5 „

Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Fluor, Silicium, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen; letztere Elemente zusammen 3%.

Eisen enthält ein erwachsener Mensch etwa 3 g. Andere Elemente, die gelegentlich in Spuren zu finden sind, müssen als zufällige Bestandteile angesehen werden.

Der Körper ist also vorwiegend aus Metalloiden aufgebaut.

In freiem Zustande kommen nur Sauerstoff, Stickstoff und Wasserstoff in geringen Mengen vor; nur der Sauerstoff hat in dieser Form physiologische Bedeutung.

Der größte Teil dieser und alle anderen Elemente sind zu anorganischen und organischen Verbindungen vereinigt, an denen sie sich im einzelnen folgendermaßen beteiligen:

1. **Kohlenstoff** bildet in seinen Verbindungen die Grundlage aller organischen Stoffe unseres Körpers. Er verbindet sich mit Wasserstoff und Sauerstoff zu Fetten und Kohlehydraten, mit Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu den Eiweißkörpern. Er ist daher auch Bestandteil der Stoffwechselprodukte dieser Substanzen und hier größtenteils in der Kohlensäure enthalten.

2. **Wasserstoff** ist größtenteils (zu drei Viertel) als Wasser an Sauerstoff gebunden und gehört vor allem zu den Hauptbestandteilen der organischen Verbindungen; er bildet ferner mit Chlor die Salzsäure des Magens, mit Stickstoff Ammoniak und dessen Salze.

3. **Sauerstoff** ist zu neun Zehntel im Wasser, in geringen Mengen in der Kohlen-, Schwefel- und Phosphorsäure und ihren Salzen vorhanden; außerdem kommt er in allen organischen Verbindungen des Körpers vor.

4. **Stickstoff** ist auch in organischen Verbindungen, nämlich den Eiweißkörpern mit ihren Derivaten und Stoffwechselprodukten, vorhanden.

5. **Schwefel** kommt auch hauptsächlich als Bestandteil des Eiweiß vor. Ein kleiner Teil findet sich in schwefelsauren Salzen.

6. **Phosphor** scheint in seinen anorganischen und organischen Verbindungen nur in Form der Phosphorsäure vorzukommen; diese bildet mit Alkalien und Kalk Salze, von denen das Kalksalz ein Hauptbestandteil unseres Knochengerüstes ist. Phosphorhaltige organische Verbindungen sind: Lecithin, Jecorin, Protagon, Nucleïne.

7. **Eisen** findet sich als anorganisches, d. i. durch die gewöhnlichen Reaktionen nachweisbares Eisen in Leber und Milz (wahrscheinlich als Oxydverbindung) abgelagert. Von besonderer physiologischer Bedeutung sind die organischen Eisenverbindungen, deren wichtigste der Blutfarbstoff, das Hämoglobin, ist. In geringem Grade eisenhaltig sind auch manche Nucleoproteïde. Man bezeichnet die organischen Verbindungen des Eisens, die die gewöhnlichen Eisenreaktionen nicht geben, als metallorganische.

Die bis jetzt besprochenen Elemente sind die wichtigsten, die organogenen Elemente, so genannt, weil sie die organischen Stoffe unseres Körpers zusammensetzen.

Die noch übrigen vier Metalle kommen zwar auch mit organischen

Stoffen, besonders Eiweißstoffen, verbunden vor, jedoch nicht in metallorganischen Bindungen, so daß man behaupten darf: diese Elemente finden sich in unserem Organismus nur in Form salzartiger, d. i. anorganischer Bindung.

8. und 9. **Kalium** und **Natrium**, die in fast äquivalenten Mengen vorkommen, bilden hauptsächlich mit Kohlensäure, Salzsäure und Phosphorsäure saure und neutrale Salze, von denen die des Kalium vorwiegend in den Gewebszellen, die des Natrium mehr in den Gewebsflüssigkeiten enthalten sind. Die Alkalimetalle verbinden sich auch salzartig mit den Eiweißkörpern.

10. und 11. **Calcium** und **Magnesium** sind als kohlensaure und phosphorsaure Salze der Hauptbestandteil der Knochen. Calcium findet sich allein oder mit Phosphorsäure zusammen auch an Eiweiß gebunden.

12. **Chlor** kommt als freie Salzsäure (im Magensaft) vor, hauptsächlich aber an Alkali, besonders Natrium, gebunden und ist dann vorwiegend in den Gewebsflüssigkeiten enthalten. Mit den Verdauungsprodukten des Eiweiß bei der Magenverdauung bildet die Salzsäure sauer reagierende Chlorhydrate.

13. **Jod** ist in dem Jodothyrin enthalten, einer Substanz, die in der Schilddrüse des erwachsenen Menschen vorkommt.

14. **Fluor** kommt an Calcium gebunden im Zahnschmelz vor.

15. **Silicium** ist in noch unbekannter Bindungsweise in den Haaren gefunden worden.

Die im Körper vorkommenden chemischen Verbindungen lassen sich vom physiologischen Gesichtspunkte aus in folgende drei Gruppen teilen:

1. Anorganische Verbindungen (z. B. Wasser und Salze), das sind gesättigte Verbindungen, die durch die chemischen Processe im Körper nicht in noch gesättigtere übergeführt werden und daher dem Körper nicht als Kraftquelle für seine Leistungen dienen. Ihre Bedeutung für das Leben liegt vorwiegend in ihren physikalischen Eigenschaften; sie beteiligen sich zwar auch an chemischen Umsetzungen, doch wird dabei niemals nutzbare Energie gewonnen.

2. Organische Verbindungen, die als Kraftquelle für den Organismus dienen (Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate): die in ihnen enthaltene chemische Spannkraft wird bei ihrer physiologischen Verbrennung frei.

3. Organische Verbindungen, die als Endprodukte des Stoffwechsels bei der physiologischen Verbrennung entstanden und zur Ausscheidung aus dem Körper bestimmt sind (stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels, z. B. Harnstoff und andere).

§ 1. Anorganische Verbindungen des Körpers.

1. Das **Wasser** ist der mächtigste Bestandteil unseres Körpers. Er beträgt etwa 65 % des Körpergewichts des Erwachsenen. Neugeborene haben sogar einen Wassergehalt von über 70 %. Der Wassergehalt der einzelnen Gewebe und Organe beträgt etwa:

Fettgewebe	15 %	Hirn, Rückenmark . . .	78 %
Knochen	50 „	Blut, Herz, Lungen . . .	79 „
Leber, Haut	70 „	Nieren	83 „
Milz, Muskeln . . .	77 „	Glaskörper	98,7 „
Darm, Pankreas . .	78 „	Cerebrospinalflüssigkeit . .	99 „

Die physiologische Bedeutung des Wassers ist folgende:

a) es dient als Lösungsmittel und vermittelt als solches physikalische und chemische Processe: die Diffusion, die mechanische Fortbewegung und die chemische Wechselwirkung der gelösten Stoffe:

b) es ist das Quellungsmittel, das den für die Gewebe eigentümlichen festweichen Aggregatzustand bedingt;

c) es dient der Wärmeregulation, indem es durch Verdunsten auf der Lungen- und Körperoberfläche dem Körper Wärme entzieht;

d) es beteiligt sich an chemischen Processen, z. B. bei der hydrolytischen Spaltung und anderen;

e) es ist auch Produkt der Verbrennung organischer Substanzen.

2. **Basen** kommen nicht frei, sondern mit **Säuren** zu Salzen vereinigt vor, da zu ihrer Bindung immer mehr als genügend Säuren vorhanden sind, so daß sogar saure Salze entstehen. Unter gewissen Umständen muß sogar das Vorkommen einer freien Oxysäure, nämlich der Kohlensäure, angenommen werden. **Salzsäure** findet sich in freiem Zustand im Magensaft; sie wird durch die Drüsenzellen der Magenschleimhaut aus dem Chlornatrium frei gemacht.

3. **Salze**, d. h. Verbindungen von Säuren mit Basen, bei denen der Wasserstoff der Säure durch das Metall der Base ersetzt ist, kommen zahlreich im Körper vor.

Sie bleiben beim Verbrennen der Gewebe als **Asche** zurück. Die Asche ist aber nicht mit dem ursprünglichen Salzbestand identisch, da beim Verbrennen von Körperteilen Substanzen in die Asche übergehen, die nicht in dieser Form im Organismus waren, sondern in organischer Bindung, z. B. Eisen, das Bestandteil des Hämoglobins war, sowie ein Teil der Schwefel- und Phosphorsäure, der

von Eiweiß, Lecithin und den Nucleïnen stammt. Anderseits werden ursprünglich vorhandene Salze, wie die sauren Karbonate und Phosphate, durch den Proceß des Veraschens in neutrale Salze umgewandelt. Vielfach können aber die Salze nur durch Verasehen der Gewebe der Untersuchung zugängig gemacht werden, weshalb die Asche mit ihren Bestandteilen bei der Bespreehung der chemischen Zusammensetzung des Körpers Berücksichtigung finden muß.

Der Gesamtaschengehalt des Körpers beträgt nur etwa 5 % des Körpergewichts. Von dieser Menge entfallen mehr wie 80 % auf die Asche des Skeletts, 10 % auf die der Muskeln. Der Aschengehalt der einzelnen Gewebe unterliegt starken, durch Alter und Ernährungszustand bedingten Schwankungen; er beträgt annähernd:

Skelett	22,0 %	Pankreas. Hirn, Rückenmark	1,0 %
Muskeln	1,5 „	Blut	0,9 „
Leber	1,3 „	Nieren	0,8 „
Milz	1,2 „	Haut	0,7 „
Lungen, Darm, Herz .	1,1 „		

Die Asche enthält außer Eisenoxyd nur Neutralsalze, die aus den Basen Kali, Natron, Kalk, Magnesia und den Säuren Kohlensäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Salzsäure bestehen. Ueber 80 % sind davon Phosphate (hauptsächlich Calciumphosphat), der nächstgrößte Anteil fällt auf Chloride (Natriumchlorid), dann kommen Karbonate und in geringsten Mengen die Sulfate.

Von der Asche sind in Wasser

löslich: die Salze des Kalium und Natrium,

unlöslich: die Karbonate und Phosphate des Kalk und der Magnesia, das Eisenoxyd und Eisenphosphat.

In den Körpersäften sind die Calcium- und Magnesiumkarbonate und -phosphate als saure und daher in Wasser lösliche Salze enthalten. Auch die Alkalikarbonate sind in dem Körper als saure Salze (Natriumbikarbonat) enthalten.

Die Salze, die in den Körpersäften gelöst sind, sind natürlich, wie alle gelösten Elektrolyte, mehr oder weniger ionisiert, d. h. in elektrisch gegensätzlich geladene Ionen, Kationen und Anionen, gespalten.

Die wichtigsten Salze des Körpers sind:

1. **Natriumchlorid** (Kochsalz) ist hauptsächlich in den Gewebsflüssigkeiten (zu 0,6 %, und zwar zu $^4/_5$ ionisiert), weniger in den Zellen enthalten. Es dient zur Lösung gewisser Eiweißkörper (Globulin) und schafft den osmotischen Druck der Körpersäfte, der dem osmotischen Druck der Zellen das Gleichgewicht hält. Dadurch verhindert es den Eintritt von Wasser in die Zellen. In reinem

Wasser sterben alle Gewebszellen unter Quellung rasch ab; bei der Untersuchung lebender Gewebe kommt deshalb die sogenannte physiologische Kochsalzlösung zur Verwendung; diese beträgt 0,6% für Kaltblüter und 0,9% für Warmblüter. Aus Kochsalz wird ferner von der Magenschleimhaut die Salzsäure des Magensaftes gebildet.

2. **Kaliumchlorid** ist in den Zellen die wichtigste Chlorverbindung und dient hier zur Erhaltung des osmotischen Gleichgewichts. In den Körperflüssigkeiten kommt es nur in geringen Mengen und ohne besondere physiologische Bedeutung vor.

3. **Natriumkarbonat** (Soda) ist hauptsächlich in den Gewebssäften enthalten (zu 0,2—0,3%), es verleiht diesen Säften ihre basische Natur.

4. **Natriumbikarbonat** kommt auch in den Gewebssäften vor; es ist der Träger der bei den Verbrennungsprocessen im Körper entstandenen Kohlensäure (siehe Kapitel III).

5. **Kaliumphosphat** (wahrscheinlich sekundäres Orthophosphat) ist ein wichtiger Bestandteil aller Zellen, in denen es vorwiegend vorkommt. Fraglich ist es, ob das Salz in der Zellflüssigkeit nur gelöst oder an die organisierten Bestandteile der Zellen gebunden ist.

6. **Neutrales Calciumkarbonat** gehört zu den Salzen der Knochen, bildet ferner die Gehörsteinchen, den Gehirnsand, vielleicht auch die Kristalle der Samenflüssigkeit.

7. **Saures Calciumkarbonat** kommt in den Gewebsflüssigkeiten gelöst vor. Es gibt Kohlensäure leicht ab und hat daher, gerade so wie Natriumbikarbonat, Bedeutung als Kohlensäureüberträger für den Gaswechsel bei der Atmung.

8. **Neutrales Calciumphosphat** ist der mineralische Hauptbestandteil des Skeletts, von dem es etwa ein Fünftel des Gewichts ausmacht.

9. **Magnesiumkarbonate und -phosphate** finden sich in den Knochen und auch sonst als Begleiter der Kalksalze, treten aber der Menge nach gegen die Kalksalze zurück. Nur in den Muskeln und in der Thymus übertrifft das Magnesiumphosphat das entsprechende Kalksalz an Menge.

10. In geringen Mengen und ohne erkennbare physiologische Bedeutung müssen schließlich noch vorkommen: Kaliumkarbonat, sekundäres Natriumphosphat, Natriumsulfat, Kaliumsulfat, Magnesiumsulfat, Fluorcalcium (in Knochen und Zahnschmelz).

§ 2. Organische kraftliefernde Verbindungen des Körpers.

Ein physiologisches Einteilungsprincip für die hier aufzuzählenden Stoffe läßt sich noch nicht geben, weil die Rolle jedes einzelnen im Stoffwechsel des Körpers zu wenig bekannt ist. Wir teilen daher diese Stoffe nach rein chemischen Gesichtspunkten ein in:

1. Kohlehydrate, 2. Fette, 3. Eiweißstoffe.

1. Die Kohlehydrate

haben ihren Namen deshalb, weil in ihnen Kohlenstoff und außerdem Wasserstoff und Sauerstoff im gleichen Verhältnis wie im Wasser vorkommen. Eine Beziehung zur chemischen Konstitution dieser Körper hat die Bezeichnung nicht. Sie enthalten im Mittel 42,1% Kohlenstoff, 6,4% Wasserstoff, 51,5% Sauerstoff.

Die physiologisch wichtigsten Kohlehydrate sind Aldehyde oder Ketone sechswertiger Alkohole oder anhydrische Vereinigungen zweier oder mehrerer Moleküle solcher Aldehyde und Ketone. Sie enthalten sechs oder ein ganzes Vielfaches von sechs Atomen Kohlenstoff im Molekül.

Es gibt auch Kohlehydrate mit mehr oder weniger als 6 Atomen Kohlenstoff im Molekül; von diesen haben noch die Pentosen mit 5 Atomen Kohlenstoff physiologisches Interesse, weil sie in Verbindung mit Eiweiß im Körper und in pathologischen Fällen auch frei im Harn vorkommen.

Alle Kohlehydrate werden beim trockenen Erhitzen in das eigentümlich riechende Karamel verwandelt; alle färben sich mit Thymol und konc. Schwefelsäure rot.

Sie werden eingeteilt in:

1. Monosaccharosen . . . . . $C_6H_{12}O_6$.
2. Disaccharosen . . . . . $C_{12}H_{22}O_{11}$.
3. Polysaccharosen . . . . . $C_6H_{10}O_5$.

Die ersten beiden heißen auch Zucker, sie schmecken mehr oder weniger süß. Die Zucker sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether, sie kristallisieren und diffundieren. Die Polysaccharosen sind in Wasser unlöslich oder geben nur kolloidale Lösungen, sie diffundieren nicht und kristallisieren nicht.

Die **Monosaccharosen** (Hexosen, Glykosen) haben die Strukturformel:

Aldehydzucker (Aldosen): $CH_2OH \cdot CHOH \cdot CHOH \cdot CHOH \cdot CHOH \cdot COH$

Ketonzucker (Ketosen): $CH_2OH \cdot CHOH \cdot CHOH \cdot CHOH \cdot CO \cdot CH_2OH$.

Eigenschaften der Monosaccharosen:

1. Sie sind optisch aktiv, d. h. ihre Lösungen drehen die Ebene des polarisierten Lichtes; von den physiologisch wichtigsten drehen die meisten nach rechts; nur Fruchtzucker dreht nach links (daher Lävulose genannt).

Die optische Aktivität ist bedingt durch asymmetrische Kohlenstoffatome, d. s. Kohlenstoffatome, deren 4 Valenzen durch 4 verschiedene Radikale oder Atome gebunden sind.

2. Die Aldehydzucker werden, wie alle Aldehyde, leicht oxydiert, wobei zuerst einbasische, dann zweibasische Säuren entstehen. Die Ketosen werden auch oxydiert, zerfallen dabei aber sogleich in Körper von weniger Kohlenstoffatomen im Molekül.

Auf der Oxydierbarkeit der Zucker beruht ihr Nachweis durch die Reduktionsproben, von denen die wichtigsten sind:

a) Trommersche Probe: Zuckerlösung mit Kalilauge und Kupfersulfat versetzt und gekocht gibt einen ziegelroten Niederschlag, indem das Kupferoxyd zu unlöslichem rotem Kupferoxydul reduciert wird.

b) Böttchersche Probe: Basisch salpetersaures Wismutoxyd wird mit Zucker in alkalischer Lösung erwärmt zu metallischem Wismut reduciert (schwarzer Niederschlag).

c) Muldersche Probe: Schwach alkalische Indigolösung mit Zucker erwärmt wird durch Reduktion des Indigo entfärbt.

3. Mit Alkali gekocht werden die Zucker unter Braunfärbung oxydiert: Mooresche Probe.

4. Die Monosaccharosen verbinden sich, wie Aldehyde und Ketone, in essigsaurer Lösung mit Phenylhydrazin unter Wasseraustritt zu Hydrazonen, die unter Aufnahme eines weiteren Moleküls Phenylhydrazin, nochmaliger Wasserausscheidung und Freiwerden von Wasserstoff in Osazone übergehen. Diese sind durch Kristallform und Schmelzpunkt wohl charakterisierte Verbindungen, die zum Nachweis der Zucker dienen können.

5. Verbindungen der Monosaccharosen:

a) mit Basen heißen Saccharate. Die Bleisaccharate sind in Ammoniak unlöslich und dienen daher zur Fällung der Zucker.

b) mit Alkoholen, Phenolen, Aldehyden, organischen Säuren heißen Glykoside; sie zerfallen leicht durch Kochen mit Säuren oder durch Einwirkung mancher Fermente unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten.

6. Durch Hefepilze werden fast alle in der Natur vorkommenden Monosaccharosen in Alkohol und Kohlensäure zerlegt (Alkohol-

gärung), durch Spaltpilze (Bacterium lactis) die meisten in Milchsäure (Milchsäuregärung).

Zu den Monosaccharosen gehören: Traubenzucker, Fruchtzucker, Galaktose, Mannose. Davon kommen im Tierkörper vor: Traubenzucker im Blut, Galaktose als Bestandteil des Milchzuckers, Fruchtzucker im Fruchtwasser besonders der Pflanzenfresser. Im übrigen haben sie alle als Nahrungsstoffe für den Tierkörper Bedeutung.

Der **Traubenzucker** (Glykose im engeren Sinne oder Dextrose) ist der Aldehyd des Sorbits, eines sechswertigen Alkohols, der in den Vogelbeeren enthalten ist.

Traubenzucker ist optisch rechtsdrehend (daher Dextrose genannt), reduciert, bildet mit Phenylhydrazin das in Büscheln kristallisierende, bei 204° C. schmelzende Phenylglykosazon. Er unterliegt der Alkoholgärung. Bei seiner Oxydation entsteht erst Glykonsäure (1bas.), dann Zuckersäure (2bas.).

Traubenzucker findet sich in süßen Früchten, im Honig; in spärlichen Mengen kommt er im Blut und der Lymphe vor. Er ist die Form, in der die meisten Kohlehydrate im Körper durch den Blutkreislauf von einem Ort zum anderen transportiert werden (aus dem Darm in die Leber, von da zu den Geweben, wo die physiologische Verbrennung stattfindet). Pathologisch kommt er, oft sehr reichlich, im Harn vor (Diabetes mellitus).

Glykosamin oder Chitosamin ($C_6H_{11}O_5NH_2$) ist ein stickstoffhaltiges Derivat einer Hexose (Aminomonosaccharose), das durch Behandeln mit salpetriger Säure in Zucker übergeht. Es entsteht durch Spaltung mancher Eiweißkörper. Diese Umwandlung deutet darauf hin, daß und wie Kohlehydrate aus Eiweiß entstehen können.

Inosit ($C_6H_{12}O_6$), eine süßschmeckende Substanz, gehört nicht zu den Zuckern, denn er hat eine ringförmig geschlossene Kohlenstoffkette: sechs zu einem Ring gruppierte Gruppen — CHOH —, und ist daher Hexahydrohexaoxybenzol. Inosit ist löslich in Wasser, unlöslich in Alkohol und Aether, optisch inaktiv, reduciert nicht, gärt nicht mit Hefe, unterliegt aber der Milchsäuregärung. Er kristallisiert in Prismen, zu Rosetten angeordnet. Erst mit Salpetersäure, dann mit Ammoniak und Chlorcalcium zur Trockne verdampft, hinterläßt er einen rosenroten Fleck. Inosit findet sich in Muskeln, seine physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Disaccharosen sind anhydrische Verbindungen zweier Moleküle Monosaccharose gleicher oder ungleicher Art:

$$C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 - H_2O = C_{12}H_{22}O_{11}.$$

Hieher gehören:

Rohrzucker = Traubenzucker + Fruchtzucker

Milchzucker (Laktose) = Traubenzucker + Galaktose

Malzzucker (Maltose) = Traubenzucker + Traubenzucker.

Durch Kochen mit Säuren, durch invertierende Fermente werden diese Zucker unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten zerlegt. Sie sind optisch rechtsdrehend; mit Ausnahme des Rohrzuckers reducieren sie auch und bilden besondere Osazone. Laktosazon schmilzt bei 200°, Maltosazon bei 208°. Die Doppelzucker unterliegen nicht direkt der Hefegärung.

Rohr- und Malzzucker haben Bedeutung als Nahrungsmittel, **Milchzucker** auch, doch hat letzterer noch besonderes physiologisches Interesse, weil er ein specifisches Produkt des Tierkörpers ist: er entsteht durch die Tätigkeit der Milchdrüsenzellen. Er kommt nur in Milch vor, schmeckt wenig süß, löst sich etwas schwerer in Wasser als die anderen Zucker. Milchzucker ist optisch rechtsdrehend (spec. Drehungsvermögen 52,5°). Er reduciert; er gärt aber nicht mit Hefe. Dagegen wird er durch Bacterium lactis gespalten (Milchsäuregärung), ferner durch den Kefirpilz, welch letzterer auch eine Alkoholgärung bewirkt. Bei der Oxydation des Milchzuckers entsteht u. a. Schleimsäure, ein Oxydationsprodukt der Galaktose.

Polysaccharosen sind anhydrische Vereinigungen vieler Moleküle der einfachen Zucker. Ihre allgemeine Formel ist $[C_6H_{10}O_5]x$, wobei x den noch unbekannten Faktor bedeutet, mit dem man die Formel zu multiplicieren hat, um die wirkliche Molekulargröße zu erhalten. Hieher gehören: Vegetabilische Stärke (Amylum), tierische Stärke (Glykogen), Dextrine, Gummi, Cellulose.

Die Polysaccharosen sind teils unlöslich in Wasser (Cellulose), teils quellen sie darin zu klebrigen Flüssigkeiten (Stärke, Gummi), teils sind sie löslich, diffundieren aber nicht und werden durch Alkohol gefällt (Glykogen, Dextrine). Sie sind optisch rechtsdrehend, reducieren nicht (mit Ausnahme einiger Dextrine), geben keine Hefegärung. Kochen mit starken Mineralsäuren, manche Fermente (Diastase, Ptyalin) zerlegen sie in Monosaccharosen, hauptsächlich Traubenzucker. Bei der Oxydation gibt Gummi Schleimsäure; Stärke, Glykogen, Dextrine geben Zuckersäure. Mit Jod geben die meisten Polysaccharosen Farbenreaktionen: Stärke blau, Glykogen braunrot, Dextrin blau oder rot, Cellulose nach Behandeln mit konc. Schwefelsäure blau.

Von den Polysaccharosen kommt nur das Glykogen im Tierkörper vor.

Cellulose ist Grundsubstanz der Holzfasern. Stärke und Dextrine haben Bedeutung als Nahrungsmittel. Gummi hat nur technischen Wert. Ein der Cellulose nahestehendes Kohlehydrat findet sich in den Hüllen de

Tunicaten. Eine gummiartige Aminopolysaccharose erhält man durch Spaltung gewisser Mucine (tierisches Gummi).

Glykogen findet sich vorwiegend in der Leber und den Muskeln. Es entsteht da in erster Linie durch die anhydrische Vereinigung vieler Moleküle der einfachen Zucker, hauptsächlich der Dextrose, aber auch der Lävulose und der Galaktose. Auch aus Eiweiß kann Glykogen gebildet werden.

Glykogen ist rechtsdrehend, zerfällt beim Kochen mit Säuren nur in Dextrose. Die Lävulose und Galaktose müssen daher bei der Glykogenbildung in Dextrose umgewandelt werden; diese Umwandlung geht sehr leicht in schwach alkalischen Lösungen vor sich.

Glykogen löst sich in Wasser mit starker Opalescenz, wird aber schon durch Zusatz von ½ Vol. Alkohol zu 1 Vol. Lösung ausgefällt. Es reduciert nicht, gärt nicht, gibt mit wenig Jodjodkaliumlösung eine braunrote Färbung, die beim Erhitzen verschwindet. Fermente (Diastase, Ptyalin) spalten es unter Wasseraufnahme und Bildung von Dextrinen als Zwischenprodukten in Maltose und Dextrose.

Zweck der Glykogenbildung im Tierkörper ist die Aufspeicherung von Kohlehydraten in einer für die gegebenen Verhältnisse unlöslichen Form (gerade so wie Zucker in der Pflanze als Stärke aufgespeichert wird).

2. Die Fette

sind im Mittel zusammengesetzt aus 76,4 % Kohlenstoff, 12,3 % Wasserstoff, 11,3 % Sauerstoff; sie sind Fettsäureester des Glycerins. Die wichtigsten Fettsäuren, die sich an dieser Esterbildung beteiligen, sind:

die Palmitinsäure . . . . $C_{15}H_{31}COOH$;
die Stearinsäure . . . . $C_{17}H_{35}COOH$;
die Oleïnsäure . . . . . $C_{17}H_{33}COOH$.

Das Glycerin ist ein dreiwertiger Alkohol und kann drei Moleküle Fettsäure binden.

$$C_3H_5\begin{matrix}OH\\OH\\OH\end{matrix} + 3\,C_{15}H_{31}COOH = C_3H_5\begin{matrix}O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\end{matrix} + 3\,H_2O.$$

Die Glycerinester der Palmitin-, Stearin- und Oleïnsäure heißen Palmitin, Stearin und Oleïn, und die Mischung dieser drei ist das Fett in gewöhnlichem Sinn.

Stearin schmilzt bei 71,5°, Palmitin bei 62°, Oleïn bei 0°. Je nach dem Mischungsverhältnis von Stearin und Palmitin einerseits,

Oleïn anderseits sind die natürlichen Fette bei gewöhnlicher Temperatur fest, wie der Talg und die Butter, oder sie sind flüssig und heißen dann Oele.

In geringen Mengen kommen in tierischen Fetten auch noch die Glyceride der Buttersäure ($C_4H_8O_2$), Kapronsäure ($C_6H_{12}O_2$), Kaprylsäure ($C_8H_{16}O_2$), Kaprinsäure ($C_{10}H_{20}O_2$) und Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$) vor.

Die Fette sind unlöslich in Wasser und kaltem Alkohol, leicht löslich in heißem Alkohol und in Aether. Stearin und Palmitin erstarren nach dem Schmelzen in Nadeln kristallisierend. Beim Erhitzen, besonders mit Phosphorsäureanhydrid, geben die Fette zum Unterschied von freien Fettsäuren das widerlich riechende Akrolein, ein Zersetzungsprodukt des Glycerins. Mit Osmiumsäure färben sich die oleïnreichen Fette schwarz. Beim Kochen mit Laugen, besonders leicht in alkoholischer Lösung, ferner unter dem Einfluß mancher Fermente (Steapsin des Pankreassaftes) zerfallen die Fette unter Wasseraufnahme in Glycerin und freie Fettsäuren; letztere verbinden sich mit dem vorhandenen Alkali zu fettsauren Salzen, den Seifen (Natronseife: feste Seife; Kaliseife: Schmierseife).

Enthalten die Fette freie Fettsäure, d. h. sind sie ranzig, so werden sie, wenn flüssig oder geschmolzen mit Wasser und wenig Soda gemischt, emulgiert, d. h. staubfein verteilt, so daß eine milchige Flüssigkeit entsteht. Da die Emulgierung an die Anwesenheit von Seifen geknüpft ist, die durch Bindung der freien Fettsäuren an Alkali entstehen, so emulgiert ganz neutrales Fett nicht.

Fette kommen fast überall im Körper vor, meist in Zellen abgelagert. Der Fettgehalt der Gewebe unterliegt großen Schwankungen, denn er ist abhängig vom Ernährungszustand. Im mageren Fleisch findet man z. B. wenig über 1% Fett, während der Fettgehalt des Fleisches gemästeter Tiere über 30% betragen kann. Besonders mächtige Fettlager sind: das Unterhautzellgewebe, das Mesenterium und das Knochenmark (Fettgewebe), die bis zu 80% Fett enthalten können.

Die physiologische Bedeutung der Fette ist folgende:

a) Sie dienen bei ihrer physiologischen Verbrennung als Wärme- und Kraftquelle.

b) Als schlechte Wärmeleiter schützen sie im Panniculus adiposus den Körper vor starker Abkühlung.

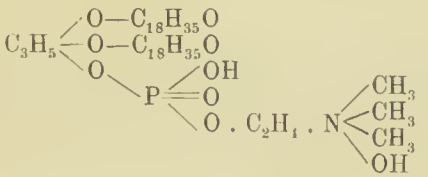
c) Sie dienen als Schutzhüllen und Widerlager für empfindliche Organe (Augen, Nieren).

Zu den Fetten in naher Beziehung stehen die Cholestearine und Lecithine.

Cholestearine, auch Cholesterine, sind isomere einwertige Alkohole von unbekannter Konstitution, denen die empirische Formel $C_{27}H_{43}(OH)$ zukommt. Sie kristallisieren in rhombischen Tafeln, sind unlöslich in Wasser, leicht löslich in heißem Alkohol und Aether. Mit konc. Schwefelsäure und wenig Jodlösung angefeuchtet färben sich die Cholestearinkristalle blau, grün und rot. Eine Lösung derselben in Chloroform färbt sich mit konc. Schwefelsäure blutrot. Cholesterine kommen überall im Organismus vor, hauptsächlich in der Gehirn- und Nervensubstanz, ferner in der Galle. Mit Fettsäuren bilden sie durch Laugen schwer verseifbare Ester, die in geringen Mengen überall im Körper verbreitet sind; diese Ester dienen auch zu Haut- und Haarfetten (Lanolin), wozu sie sich besonders eignen, weil sie nicht ranzig werden.

Lecithine sind esterartige Verbindungen der Glycerinphosphorsäure mit zwei Fettsäureradikalen einerseits und einer Ammoniumbase, dem Cholin, anderseits. Cholin ist Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd. Aus dem Cholin entsteht durch Reduktion das Neurin, durch Oxydation das Muskarin. Neurin und Muskarin sind giftig, Cholin nicht.

Das meist vorkommende Lecithin, das Stearinsäurelecithin, ist distearylglycerinphosphorsaures Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd:



Lecithin ist unlöslich in Wasser, quillt aber darin zu den sogenannten Myelinfiguren auf; es ist löslich in Alkohol und Aether; es hat wachsartige Konsistenz und zeigt nur bei sehr niedriger Temperatur undeutliche Kristallisation. Mit Säuren und Alkalien gekocht wird es zerlegt in Fettsäure, Phosphorsäure und Cholin.

Lecithin ist, vielleicht teilweise an Eiweiß gebunden, Bestandteil aller tierischen Zellen. In größeren Mengen kommt es im Gehirn, Rückenmark und Vogeleidotter vor.

Auf dem Gehalt an einem Gemisch von Cholesterin und Lecithin beruht die allen lebenden Zellen eigentümliche Semipermeabilität, d. i. ihre Eigenschaft, nur solche Stoffe, die in einem geschmolzenen Gemisch von Cholesterin und Lecithin löslich sind, durch einfache Osmose in sich aufzunehmen und durch sich hindurchzulassen.

Protagon, ein phosphor- und stickstoffhaltiger Körper unbekannter Konstitution, Bestandteil der Nerven, liefert ähnliche Zersetzungsprodukte, wie Lecithin. Es läßt sich mit 85%igem, 45° warmem Alkohol aus Gehirnmasse extrahieren und fällt bei Abkühlen auf 0° kristallinisch aus. Es quillt in Wasser zu opalescierender Lösung auf, ist löslich nur in warmem Alkohol oder in Aether. Bei 50° C. zerfällt es unter Abspaltung der phosphorfreien, glykosidartigen Cerebrine: Cerebrin, Homocerebrin, Encephalin. Die Cerebrine geben beim Kochen mit verd. Schwefelsäure Galaktose und ein Fett: Cetylid genannt.

Dem Protagon verwandt scheint das in der Leber und anderen Organen gefundene, glykosidartige und phosphorhaltige Jekorin zu sein.

Die physiologische Bedeutung dieser Substanzen ist unbekannt.

Zu den fettartigen Körpern gehören auch noch einige als Pigmente im Körper abgelagerte Farbstoffe, die Chromophane oder Lipochrome genannt werden.

3. Die Eiweissstoffe.

Der Begriff Eiweißstoffe wird hier im weitesten Sinne gefaßt, es sind auch die eiweißähnlichen Körper (Albuminoide) eingerechnet, die von manchen Autoren nicht für eigentliche Eiweißstoffe gehalten werden.

a) Zusammensetzung der Eiweißstoffe.

Die Eiweißstoffe enthalten alle: Kohlenstoff 50—55%, Wasserstoff 6,5—7,3%, Stickstoff 15—17%, Sauerstoff 19—24%, Schwefel 0,3—2,4%.

Außerdem kommen noch Phosphor, Eisen, Calcium, Magnesium, Kalium und Natrium vor, ohne aber notwendige Bestandteile der Eiweißstoffe zu sein, denn sie sind für sich allein oder mit anderen Elementen an das schon vollständige Eiweißmolekül gebunden. Die Mineralbestandteile bleiben beim Verbrennen als Asche zurück.

Ueber die chemische Konstitution, Molekulargewicht, empirische Formel des Eiweiß ist noch wenig Genaues bekannt. So viel steht aber fest, daß das Eiweißmolekül sehr groß ist.

b) Zersetzungsprodukte des Eiweiß.

Eiweiß wird durch Kochen mit Laugen oder Säuren, sowie durch Fäulnis zersetzt. Dabei entstehen folgende Spaltungsprodukte:

1. bei sehr weitgehender Spaltung: Ammoniak, Kohlensäure, Essigsäure, Oxalsäure, Phenol, Indol, Skatol;

2. bei weniger weitgehender Spaltung: **Aminosäuren**, und zwar:

a) Monoaminosäuren der Fettreihe:

α) einbasische:

Glykokoll, Aminoessigsäure, $NH_2.CH_2.COOH$, kommt besonders unter den Spaltungsprodukten des Leims vor,

Leucin, Aminokapronsäure, $C_4H_9.CH(NH_2).COOH$, kristallisiert in radiär gestreiften Kugeln (Leucinkugeln);

β) zweibasische:

Asparaginsäure, Aminobernsteinsäure, $COOH.CH_2.CH(NH_2).COOH$, ist als Amid (Asparagin) in Pflanzen viel verbreitet,

Glutaminsäure, $COOH.CH_2.CH_2.CH(NH_2).COOH$.

b) Monoaminosäuren der Benzolreihe:

Tyrosin, $OH.C_6H_4.CH_2.CH(NH_2).COOH$, Oxyphenylamiuopropionsäure, färbt sich mit Millons Reagens rot, kristallisiert in rosettenförmigen Kristallaggregaten;

c) Diaminosäuren der Fettreihe:

Lysin, Diaminokapronsäure, hat wegen seines Gehaltes an zwei $-NH_2$-Gruppen im Molekül basischen Charakter;

d) Aminosäure mit Guanidinkern:

Arginin, Guanidinaminovaleriansäure, hat auch basischen Charakter.

e) Eine basische Substanz von unbekannter Konstitution, die aber wahrscheinlich eine Aminosäure mit Pyrimidinkern ist, ist das **Histidin,** $C_6H_9N_3O_2$.

Die Basen Lysin, Arginin und Histidin werden auch unter dem Namen Hexonbasen zusammengefaßt, weil sie alle 6 Atome Kohlenstoff im Molekül haben.

f) Aminosäure mit Benzopyrrolkern:

Skatolaminoessigsäure, auch Tryptophan genannt, eine Substanz, aus der durch Einwirkung von Chlor oder Brom ein roter Farbstoff entsteht.

g) Schwefelhaltige Aminosäure:

Cystin, $HOOC.(NH_2)CH.CH_2.S.S.CH_2.CH(NH_2).COOH$, Dithiodiaminodimilchsäure, ein Körper, der pathologisch auch im Harn vorkommt. Ein Teil des Schwefels im Cystin ist schon durch heiße Kalilauge abspaltbar und bildet mit Bleiacetat Schwefelblei, der Rest ist erst nach Oxydation als Schwefelsäure nachweisbar. Ebenso verhält sich der Schwefel in den meisten Eiweißkörpern, da aber manche Eiweißkörper, z. B. Hämoglobin, viele Peptone keinen leicht abspaltbaren Schwefel enthalten, so ist der Schwefel des Eiweiß vielleicht noch in anderen Atomkomplexen vorhanden, als in dem des Cystins.

Bei der Fäulnis entstehen übrigens aus Eiweiß auch Produkte, die nicht als einfache Spaltungsprodukte des Eiweiß, sondern als Stoffwechselprodukte der die Fäulnis bedingenden Bakterien aufgefaßt werden müssen, Ptomaïne heißen, und teilweise sehr giftig sind.

Kalipermanganat oxydiert die Eiweißstoffe zu Oxyprotsulfosäure, die noch den Eiweißcharakter hat, aber mehr Sauerstoff enthält.

Die Eiweißstoffe sind durch ihre Zersetzungsprodukte und durch ihr Verhalten Säuren und Basen gegenüber, mit denen sie sich salzartig verbinden, charakterisiert als Kondensationsprodukte verschiedener, zum Teil aromatischer Aminosäuren. Sonst ist über ihre chemische Konstitution nichts bekannt.

c) Physikalische Eigenschaften der Eiweißkörper.

Die Eiweißkörper sind meist löslich in Wasser oder verdünnten Salzlösungen, unlöslich in Alkohol und Aether.

Sie sind optisch aktiv und zwar meistens linksdrehend.

Sie diffundieren (mit Ausnahme der Peptone) schwer oder gar nicht durch tierische und pflanzliche Membranen.

Sie sind kristallisierbar, wenn auch schwierig. Kristalle sind

bisher erhalten worden von Hämoglobin, Vitellin, Eier- und Serumalbumin, vielen Pflanzeneiweißstoffen.

d) Reaktionen der Eiweißstoffe.

A. **Fällungsreaktionen der Eiweissstoffe.**

1. Durch Erhitzen gehen viele Eiweißkörper in unlösliche Modifikationen über, sie koagulieren.

Die Koagulationstemperaturen liegen zwischen 50° und 80°. Die Höhe derselben ist nicht nur abhängig von der Natur der Eiweißkörper, sondern auch von der Koncentration, dem Salzgehalt und der Reaktion der Lösung. Bei stark saurer oder alkalischer Reaktion tritt die Koagulation überhaupt nicht ein.

Die Koagulation bewirkt keine wesentliche Veränderung der Natur der Eiweißkörper; wahrscheinlich handelt es sich dabei nur um anhydrische Kondensation oder Polymerisation. Koaguliertes Eiweiß hat aber weniger Asche als nicht koaguliertes. Durch die Koagulation wird also ein Teil der an das Eiweiß gebundenen Mineralbestandteile abgespalten.

2. Durch Alkohol werden viele Eiweißstoffe gefällt. Bei längerer Einwirkung des Alkohols geht das gefällte Eiweiß in den koagulierten Zustand über.

3. Fällung durch Aussalzen. Fast alle Eiweißstoffe werden beim Sättigen ihrer Lösungen durch Neutralsalze (Kochsalz, Sulfate des Magnesiums, Natriums und besonders des Ammoniums) gefällt. Saure Reaktion begünstigt diese Fällung.

Das Aussalzen beruht in erster Linie darauf, daß die Salze dem Eiweiß das Lösungsmittel entziehen, doch ist die Mitbeteiligung chemischer Processe nicht ausgeschlossen. Z. B. bei Anwendung von Ammoniumsulfat wird Ammoniak frei, während sich die Schwefelsäure mit den gefällten Eiweißkörpern verbindet, was zuletzt zu einer Spaltung derselben führt.

Mittels Aussalzen kann man Eiweiß zur Kristallisation bringen. Eiweiß läßt sich nicht wie andere Substanzen durch einfaches Abdunsten des Lösungsmittels kristallisieren, weil in dem Maße, als dieses verdunstet, das Eiweiß sich ausscheidet und an der Flüssigkeitsoberfläche eine feste Haut bildet. Die Lösung erlangt deshalb nicht die zur Kristallisation nötige Uebersättigung. Beim Aussalzen läßt sich dies erreichen, wenn man allmählich, sei es durch Abdunsten, sei es durch vorsichtigen Zusatz, den Salzgehalt steigert. Schwefelsaures Ammonium oder Natrium sind die hiezu geeigneten Salze.

4. Eiweiß wird durch koncentrierte Mineralsäuren, besonders Salpetersäure (Hellersche Probe), gefällt. Metaphosphorsäure fällt leicht, Orthophosphorsäure schwer.

5. Eiweiß wird gefällt durch Schwermetallsalze: Kupfersulfat, Eisenchlorid, neutrales und basisches Bleiacetat, Platinchlorid, Sublimat in salzsaurer Lösung, wobei die Schwermetalle mit Eiweiß als schwacher Säure in Wasser unlösliche Verbindungen bilden.

6. Eiweiß wird gefällt durch die sogenannten Alkaloidreagentien: Ferrocyanwasserstoffsäure, Ferrocyankalium und Essigsäure, Gerbsäure, Pikrinsäure, Trichloressigsäure, Phosphorwolframsäure, Phosphormolybdänsäure, Jodquecksilber-Jodkalium bei Gegenwart von freier Salzsäure. Es werden dabei auch wasserunlösliche Verbindungen gebildet, nur scheint dem Eiweiß hier die Rolle einer Base zuzukommen.

B. Farbenreaktionen der Eiweissstoffe.

1. Xanthoproteïnreaktion. Mit starker Salpetersäure gekocht färbt sich Eiweiß hellgelb, nach Uebersättigen mit Ammoniak dunkelgelb.

2. Millonsche Reaktion. Salpetrigsäurehaltige Merkurinitratlösung färbt Eiweiß beim Kochen rot nach vorheriger Fällung. Die Färbung beruht auf den Oxyphenylgruppen im Eiweiß (wie beim Tyrosin).

3. Biuretreaktion. Mit Natronlauge und verdünnter Kupfersulfatlösung färbt sich Eiweißlösung violett oder rosarot. Biuret, ein Harnstoffderivat, gibt dieselbe Reaktion.

4. Adamkiewiczsche Reaktion. In Eisessig gelöst, gibt Eiweiß nach Zusatz von viel konc. Schwefelsäure rot-violette Färbung.

e) Physiologische Bedeutung der Eiweißstoffe.

Die Eiweißstoffe sind die wichtigsten Bestandteile unseres Körpers, da aus ihnen alle Gewebe und Organe aufgebaut sind. Deshalb werden sie auch Proteïnstoffe (von πρωτεύω) genannt. Sie bilden die chemische und physikalische Grundlage der lebendigen Substanz und kommen im Körper teils gelöst, z. B. in Gewebsflüssigkeiten und Zellsäften, teils fest (mehr weniger gequollen), zu Zellen und Geweben organisiert, vor.

Die Eiweißstoffe (Albuminoïde inbegriffen) betragen ungefähr ein Sechstel des Körpergewichts. Etwa die Hälfte der Eiweißstoffe des Körpers entfällt auf die Muskulatur, die rund 20 % Eiweiß enthält. Denselben Eiweißgehalt haben Leber, Milz, Blut. Verhältnismäßig wenig Eiweiß, nur etwa 8 %, haben Nerven, Gehirn und Rückenmark. Die Knochen enthalten 14 % (meist Kollagen), die Haut 24 % (auch meist Kollagen); das Fettgewebe enthält nur wenig (kaum 3 %) Eiweiß.

f) Einteilung der Eiweißstoffe.

Die Eiweißstoffe werden eingeteilt in:

1. Proteïne, 2. Proteïde, 3. Proteosen, 4. Proteoïde.

I. Proteïne

sind die Eiweißstoffe in engerem Sinne (genuine Eiweißstoffe), wie sie z. B. das Weiße des Hühnereis enthält, von dem der Name Eiweiß herrührt. Sie lösen sich in Wasser oder verdünnten Salzlösungen, sind optisch linksdrehend und geben alle Fällungs- und Farbenreaktionen.

Hieher gehören: die **Albumine** und die **Globuline.**

Die Albumine enthalten mehr Schwefel und geben eine schwächere Xanthoproteïnreaktion als die Globuline. Die Albumine sind löslich in Wasser, die meisten Globuline nur in verdünnten Salzlösungen. Die Globuline werden durch halbe Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat oder ganze Sättigung mit Magnesiumsulfat gefällt, die Albumine nicht. Die Globuline werden ferner im Gegensatz zu den Albuminen schon durch sehr verdünnte Säuren, selbst durch Einleiten von Kohlensäure in ihre Lösung gefällt.

Zu den Albuminen gehören: Serumalbumin, Eieralbumin, Laktalbumin, Muskelalbumin. Diese Albumine unterscheiden sich durch Fällbarkeit, Koagulationstemperatur und specifisches Drehungsvermögen voneinander.

Zu den Globulinen gehören: Serumglobulin, Eierglobulin, Fibrinogen, Myosinogen. Aus Fibrinogen, einem Bestandteil des Blutplasmas, entsteht durch Einwirkung des Fibrinferments das unlösliche Fibrin. Myosinogen, ein Bestandteil der Muskeln, gerinnt bei der Totenstarre zu Myosin. Globulinähnliche Eiweißstoffe sind auch die Vitelline im Eidotter, ferner die Histone, welch letztere besonders reich an Hexonbasen sind.

Mit Säuren und Alkalien verbinden sich die Proteïne zu **Syntonin** (Acidalbumin) und **Alkalialbuminat.** Diese koagulieren nicht beim Kochen; sie werden durch Neutralisation ihrer Lösungen gefällt.

Syntonin, Alkalialbuminat und koaguliertes Eiweiß werden auch im Gegensatz zum genuinen oder nativen Eiweiß als denaturiertes Eiweiß bezeichnet.

Die Proteïne unseres Körpers sind vorwiegend im Blut, in der Lymphe und den serösen Flüssigkeiten gelöst enthalten und bilden da das Material, aus dem die Gewebe das verbrauchte Eiweiß ergänzen. Zu dem Zwecke cirkulieren diese Eiweißkörper mit dem Blut und der Lymphe fortwährend durch den Körper und werden daher cirkulierendes Eiweiß genannt, im Gegensatz zum festgelegten Organeiweiß, oder auch totes im Gegensatz zum lebendigen Eiweiß der Gewebe.

Der Begriff „lebendes Eiweiß" verdankt seine Entstehung der Vorstellung, daß dem Eiweiß der lebendigen Substanz wegen seiner eigen-

artigen Reaktionsfähigkeit andere chemische Eigenschaften, sogar eine andere chemische Konstitution zukommen müsse, als dem nicht organisierten Eiweiß. Daß ein solcher Unterschied besteht, ist nicht zu bezweifeln, worin er aber besteht, ist unbekannt.

II. Proteïde

sind Verbindungen von Proteïnen mit meist kompliciert zusammengesetzten Stoffen. Sie geben die allgemeinen Eiweißreaktionen. Durch Alkohol werden sie gefällt und bei längerer Einwirkung koaguliert. Sie fallen meist schon beim schwachen Ansäuern ihrer Lösungen aus, sind aber leicht löslich in verdünnten Alkalien.

Zu den Proteïden gehören:

1. Verbindungen der Proteïne mit Farbstoffen.

Hämoglobin, der wesentlichste Bestandteil der roten Blutkörperchen, besteht aus einem Eiweißkörper, Globin genannt, und einem eisenhaltigen organischen Farbstoff, dem Hämatin.

Vom Menschenhämoglobin gibt es noch keine zuverlässige Analyse; Hundehämoglobin hat die elementare Zusammensetzung C 54,57 %, H 7,22 %, N 16,38 %, O 20,93 %, S 0,568 %, Fe 0,336 %. Bei Annahme von einem Atom Eisen im Molekül ergibt sich daraus die empirische Formel $C_{636}H_{1025}N_{164}O_{181}S_3Fe$.

Hämoglobin ist in Wasser löslich und kristallisiert unmittelbar aus seinen wässerigen Lösungen in roten doppeltbrechenden Prismen und Nadeln. Hämoglobinlösungen absorbieren in charakteristischer Weise Licht aus dem grüngelben Teile des Sonnenspektrums, was besonders zum Nachweis des Blutfarbstoffes dient.

Beim Erhitzen wird Hämoglobin unter Zersetzung koaguliert. Es gibt die meisten Eiweißreaktionen, beim Kochen mit Laugen und Bleiacetat aber kein Schwefelblei.

Mit Sauerstoff, Kohlenoxyd und Stickoxyd bildet das Hämoglobin mehr oder weniger leicht dissociierbare Verbindungen, von denen die mit Sauerstoff, Oxyhämoglobin genannt, die physiologisch wichtigste ist, weil sie zum Sauerstofftransport im Organismus dient.

Oxyhämoglobin enthält auf 1 Molekül Hämoglobin 1 Molekül Sauerstoff oder auf 1 Atom Eisen 2 Atome Sauerstoff. Der Sauerstoff ist nur locker gebunden, schon bei Körpertemperatur zerfällt Oxyhämoglobin wieder in Hämoglobin (auch reduciertes Hämoglobin genannt) und freien Sauerstoff. Auch durch faulende Substanzen, durch Schwefelammonium wird Oxyhämoglobin reduciert.

Oxyhämoglobin in stark verdünnter Lösung hat zwei Absorptionsstreifen im Gelbgrün des Spektrums, zwischen den Fraunhoferschen

Linien D und E, reduciertes Hämoglobin nur einen breiten Streifen auch im Gelbgrün.

Methämoglobin ist eine festere Verbindung von Hämoglobin mit Sauerstoff. Es entsteht durch Zusatz von Ferricyankalium zu Oxyhämoglobinlösung, durch Schwefelammonium wird es zu Hämoglobin reduciert. Es hat vier Absorptionsstreifen, darunter einen besonders charakteristischen im Rot.

Die Verbindungen des Hämoglobins mit Kohlenoxyd und Stickoxyd haben Interesse, weil deren Entstehen häufig Ursache von Todesfällen ist. Das gilt besonders von Kohlenoxydhämoglobin. Kohlenoxyd hat größere Verwandtschaft zum Hämoglobin als der Sauerstoff, es entzieht deshalb dem Sauerstoff das Hämoglobin und verhindert so die Bildung des zum Leben unentbehrlichen Oxyhämoglobins. Kohlenoxydhämoglobin ist in Lösung kirschrot, hat ein ähnliches Spektrum, wie das Oxyhämoglobin, seine beiden Absorptionsstreifen aber gehen auf Zusatz von Schwefelammonium nicht in den Streifen des reducierten Hämoglobins über. Mit starker Natronlauge oder mit Ferrocyankalium und Essigsäure gibt Kohlenoxydhämoglobin einen hellroten Niederschlag.

Auch mit Kohlensäure verbindet sich das Hämoglobin, doch wird dadurch das Bindungsvermögen für Sauerstoff nicht beeinflußt.

Hämoglobin wird durch Säuren und Alkalien zerlegt in seine Komponenten Globin (96%) und Hämatin (4%).

Globin ist ein histonartiger Eiweißkörper, der viele Eigenschaften eines Proteïns zeigt, aber keinen leicht abspaltbaren Schwefel hat.

Hämatin, $C_{32}H_{32}N_4O_4Fe$, ist unlöslich in Wasser, löslich in verdünnten Säuren und Alkalien, auch in schwefelsäure- oder ammoniakhaltigem Alkohol. Die saure braunrote Hämatinlösung hat 4 Absorptionsstreifen (wie das Methämoglobin), die alkalische karminrote dagegen nur einen im Orange. Durch Schwefelammonium wird das Hämatin zu Hämochromogen reduciert, das zwei Absorptionsstreifen im Grün hat. Hämatin entspricht dem Oxyhämoglobin. Hämochromogen dem reducierten Hämoglobin.

Wird Hämatin mit wenig Kochsalz und Eisessig gekocht, so entstehen beim Abkühlen und Verdunsten des Eisessigs braune Kristalle, die sog. Teichmannschen Häminkristalle. Hämin ist salzsaures Hämatin. Diese Reaktion wird zum Nachweis von Blut benutzt. Die Reaktion gelingt noch besser, wenn man statt Kochsalz Jodkali verwendet, wobei Kristalle von jodwasserstoffsaurem Hämatin entstehen.

Unter Einwirkung starker Schwefelsäure verliert das Hämatin sein Eisen und es entsteht Hämatoporphyrin. Dieses ist ein roter Farbstoff mit einem schmalen Absorptionsstreifen im Orange und einem breiten im Gelbgrün des Spektrums.

Hämatoïdin ist ein in orangefarbigen rhombischen Tafeln kristallisierender Farbstoff, der sich in alten Blutextravasaten aus Blutfarbstoff bildet und der mit dem Gallenfarbstoff Bilirubin identisch sein soll.

Melanine, schwarze Pigmente des Körpers, sollen auch Derivate des Hämoglobins sein.

2. Verbindungen von Eiweiß mit Kohlehydraten. Glykoproteïde. Hieher gehören die

a) **Mucine,** Schleimstoffe, Bestandteile der Sekrete von Schleimdrüsen und Schleimhautepithelzellen, sowie der Sehnen und der Nabelschnur, sind in reinem Wasser unlöslich, geben aber infolge ihrer sauren Eigenschaften mit wenig Alkali neutrale fadenziehende Lösungen. Sie gerinnen nicht beim Kochen, werden durch Säuren aus salzarmen Lösungen vollständig gefällt, ebenso durch Alkohol und die meisten Eiweißfällungsmittel (nicht durch Salpetersäure, sowie Essigsäure und Ferrocyankalium). Sie zeigen alle Farbenreaktionen der Eiweißstoffe. Beim Kochen mit Säuren werden sie in Eiweiß und eine Aminopolysaccharose, das tierische Gummi gespalten. Sie dienen dazu, die Schleimhäute schlüpfrig zu machen und vor mechanischen und chemischen Insulten zu schützen.

b) **Mucoïde,** Paarlinge von Eiweiß mit Glykosamin, die z. B. als Pseudomucin in der Galle, als Ovomucoïd im Eierklar, und als das pathologische Kolloid vorkommen.

3. Verbindungen von Eiweiß mit phosphorhaltigen Substanzen. Hieher gehören:

a) Die **Nucleïne** und **Nucleoproteïde.**

Die Nucleïne, so genannt, weil sie aus Zellkernen gewonnen werden, sind Verbindungen von Eiweiß mit den Nucleïnsäuren, welch letztere aus Phosphorsäure und den Purinbasen zusammengesetzt sind.

Die Nucleoproteïde sind Verbindungen der Nucleïne mit noch mehr Eiweiß. Sie finden sich in den Zellen als Bestandteile sowohl des Kerns, als des Protoplasma; aus ihnen besteht das Chromatin des Kerns und wahrscheinlich auch die färbbaren Strukturelemente des Protoplasma.

Sie sind unlöslich in Wasser, löslich in verdünnten Alkalien, mit denen sie wegen ihrer stark sauren Eigenschaften neutrale Verbindungen bilden. Sie werden gefällt durch Säuren und in gefälltem Zustand durch Hitze koaguliert; sie geben ferner die meisten anderen Eiweißreaktionen. Wegen ihrer leichten Zersetzlichkeit sind sie schwer darzustellen.

Durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien werden die Nucleïne von den Nucleoproteïden abgespalten und bei längerem Einwirken dieser Reagentien zerfallen die Nucleïne selbst in Eiweiß, Phosphorsäure und eventuell die Purinbasen: Xanthin, Guanin, Adenin, Hypoxanthin, d. s. Verbindungen, die in naher Beziehung zur Harnsäure stehen.

Einige Nucleoproteïde enthalten auch Eisen, z. B. das im Eigelb vorkommende Hämatogen, so genannt, weil aus ihm Hämoglobin entstehen soll. Es gibt auch Nucleoproteïde, die Kohlehydratgruppen enthalten.

b) Die **Paranucleïne** und **Paranucleoproteïde.**

Es sind Verbindungen, die den Nucleïnen und Nucleoproteïden analog gebaut sind und sich auch ähnlich verhalten, nur liefern sie unter ihren Spaltungsprodukten neben Eiweiß und Phosphorsäure nicht Purinbasen, sondern andere noch unbekannte Atomkomplexe.

Das am besten bekannte Paranucleoproteïd ist das

Kaseïn, der Käsestoff der Milch. Es wird bei der Milchsekretion von den Milchdrüsenzellen gebildet. Es ist unlöslich in Wasser, bildet aber lösliche Verbindungen mit Alkalien und alkalischen Erden und liefert bei Spaltung mit Säuren Paranucleïn. Kaseïn gerinnt beim Kochen nicht, wird aber gefällt durch schwache Säuren. Durch Einwirkung eines Ferments, des Labs, wird aus ihm Parakaseïn abgespalten, das ist ein Eiweißkörper, der mit Kalksalzen eine unlösliche Verbindung, den Käse, bildet.

III. **Proteosen**

sind Spaltungsprodukte der Proteïne und Proteïde, die bei der Verdauung oder durch Einwirkung verdünnter Säuren entstehen und in ihrer elementaren Zusammensetzung sowohl unter sich, als auch von dem Eiweiß, aus dem sie hervorgehen, nur wenig verschieden sind. Ihre Bildung beruht nicht auf tiefgreifenden chemischen Aenderungen des Eiweiß, sondern nur auf Spaltung eines großen Moleküls in viele gleichartige kleine unter Wasseraufnahme.

Die Spaltung des Eiweiß erfolgt unter Bildung von Zwischenprodukten. Die Zwischenprodukte werden Albumosen, die Endprodukte der Spaltung Peptone genannt. Die Albumosen heißen je nach ihrer Herkunft auch Fibrinosen, Globulosen, Vitellosen, Kaseosen und Myosinosen.

Sämtliche Proteosen (Albumosen und Peptone), mit Ausnahme der Heteroalbumose, sind leicht löslich in Wasser und zum Teil (Pepton und einige Albumosen) auch diffusibel. Sie werden beim Erhitzen nicht koaguliert, durch Alkohol zwar gefällt, aber nicht koaguliert. Sie drehen alle die Polarisationsebene nach links: das Drehungsvermögen aller von einem Eiweißkörper stammenden Proteosen zusammen ist größer als das des unverdauten Eiweiß. Die Proteosen geben alle Eiweißfarbenreaktionen, nicht aber alle Fällungsreaktionen.

Die Proteosen verhalten sich gegen Mineralsäuren und Basen wie Aminosäuren: Die Säuren addieren sich einfach an Ammoniakreste, die Metalle der Basen substituieren den Wasserstoff von Karboxylgruppen.

Die Proteosen reagieren, wie natives Eiweiß, neutral, weil die sauren Karboxyle und die basischen Ammoniakreste durch innere Bindung sich gegenseitig neutralisieren. Durch Mineralsäuren wird die Bindung gelöst, die stärkere Mineralsäure verdrängt das Karboxyl aus dem Ammoniakrest, die Verbindung reagiert wegen der frei gewordenen Karboxylgruppe sauer. Verbindet sich Alkali mit den Proteosen, so wird der Ammoniakrest frei, die Verbindung reagiert alkalisch. Das Bindungsvermögen der Proteosen für Säuren und Alkalien ist umso größer, je weiter die Spaltung des Eiweiß gegangen ist; es ist am größten beim Pepton und zwar vielmal größer als beim genuinen Eiweiß. Dagegen ist die Affinität des unverdauten Eiweiß zur Säure größer, als die der Verdauungsprodukte, so daß ersteres den letzteren gebundene Säure entziehen kann.

Die Albumosen unterscheiden sich von den Peptonen, abgesehen von Molekulargröße, durch ihr Verhalten beim Aussalzen: Albumosen werden durch Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat gefällt, Peptone nicht.

Die **Albumosen** werden eingeteilt in primäre und sekundäre Albumosen, die sich voneinander durch ihre Fällbarkeit unterscheiden: Die primären Albumosen (Protalbumose und Heteroalbumose) werden noch gefällt durch manche Fällungsmittel, z. B. 2%ige Kupfersulfatlösung, durch welche die sekundären (Deuteroalbumose) nicht mehr gefällt werden.

Man will mittels der Gefrierpunktmethode gefunden haben, daß die Deuteroalbumosen ein größeres Molekulargewicht haben, als die Protalbumosen. Demnach dürften die Deuteroalbumosen nicht als Spaltungsprodukte der Protalbumosen anzusehen sein.

Die **Peptone** werden von keinem Eiweißfällungsmittel außer von Gerbsäure und Phosphorwolframsäure gefällt. Sie sind diffusibler als die Albumosen, doch ist ihre Diffusibilität viermal geringer, als die des Traubenzuckers. Sie lösen sich in jedem Verhältnis leicht in Wasser. Ihre Lösungen schmecken ekelhaft bitter.

Besonders charakteristisch für die Peptone ist ihre Biuretreaktion; sie geben eine rote Färbung, während die anderen Eiweißkörper rotviolette Farbe geben.

Ueber die Zahl der aus einem Eiweißmolekül entstehenden Peptonmoleküle läßt sich noch nichts Sicheres aussagen.

Albumosen und Peptone finden sich normalerweise in unserem Körper nur im Magendarmkanal; hier entstehen sie durch die Verdauung aus dem aufgenommenen Nahrungseiweiß. Ihre Bildung bezweckt, das meist unlösliche, weil koagulierte, oder doch mindestens nicht diffusible Nahrungseiweiß in eine lösliche diffusible, auf jeden Fall resorptionsfähige Form überzuführen.

Protamine heißen Substanzen, die in ihren chemischen Eigenschaften den Proteosen nahe stehen, die aber unter ihren Spaltungsprodukten nur die Hexonbasen aufweisen.

Proteosenähnliche Stoffe entstehen auch bei Einwirkung hochgespannten Wasserdampfes auf genuine Eiweißkörper. Diese Produkte werden Atmidalbumosen und Atmidpeptone genannt. Sie unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Fällbarkeit von den gewöhnlichen Proteosen. Im Darm werden Atmidproteosen schlecht resorbiert. Offenbar erleiden die Eiweißkörper durch hochgespannte Wasserdämpfe außer der Spaltung noch Veränderungen, die sie zur Ernährung mehr oder weniger unbrauchbar machen.

IV. **Proteoïde,**
auch **Albuminoïde** genannt, sind Derivate der Eiweißkörper, die noch die charakteristische elementare Zusammensetzung derselben haben, aber im chemischen, physikalischen und vor allem physiologischen Verhalten bedeutende Abweichungen zeigen. Sie geben nicht alle die charakteristischen Farbenreaktionen, weil ihnen zum Teil die aromatischen Gruppen fehlen; daher geben sie auch nicht alle beim Kochen mit Laugen Tyrosin. Sie sind in Wasser nicht löslich, quellen aber darin auf. Sie koagulieren in der Hitze nicht.

In physiologischer Hinsicht unterscheiden sich die Albuminoïde von den Proteïnen dadurch, daß sie entweder, weil ganz unverdaulich, für die Ernährung überhaupt wertlos sind, oder, wenn verdaulich und resorbierbar, doch nicht im stande sind, das verbrauchte Körpereiweiß vollständig zu ersetzen, was die anderen Eiweißkörper vermögen.

Auch in ihrer Bedeutung für den Aufbau unseres Körpers besteht zwischen den Proteïnen und Proteïden einerseits und den Albuminoïden anderseits ein wichtiger Unterschied. Proteïne und Proteïde bilden die Grundlage der lebendigen Substanz und als solche die Hauptbestandteile der Gewebszellen. Die Albuminoïde dagegen kommen nur als Intercellularsubstanzen vor; sie sind zwar Zellprodukte und stehen wahrscheinlich mit den Zellen noch in gewissen Stoffwechselbeziehungen, ihre hauptsächliche physiologische Bedeutung liegt aber darin, daß sie Gerüst- und Decksubstanzen sind. Sie bilden die organische Grundlage der Knochen und Knorpel, der Sehnen, Fascien, überhaupt des Bindegewebes und der Schutzdecken des Körpers: Epidermis, Haare, Nägel. Sie sind die wesentlichsten organischen Bestandteile der Gebilde, die dem Körper Form und Stabilität verleihen.

Die Albuminoïde sind specifisch tierische Produkte. Sie werden von den Zellen, deren Intercellularsubstanz sie sind, selbst produciert; bei den Epidermiszellen wird sogar das ganze Protoplasma in eine bestimmte Albuminoïdsubstanz umgewandelt. Sie entstehen aus dem Zelleiweiß durch chemische Umwandlungen, deren Natur noch unbekannt ist.

Albuminoïde verbinden sich, wie andere Eiweißkörper, mit Säuren und Alkalien; die Aminosäurenatur tritt bei einigen von ihnen noch mehr hervor, als bei den anderen Eiweißstoffen.

Albuminoïde liefern bei der Verdauung, wenn sie überhaupt verdaut werden, proteosenähnliche Produkte.

Zu den Albuminoïden gehören:

1. **Keratine**, die Hauptbestandteile der verhornten Epidermiszellen, der Haare, der Nägel, der Nervenmarkscheiden (hier Neurokeratin genannt), sind schwefelreich (2—5%). Sie geben alle Eiweißreaktionen, liefern bei der Zersetzung Tyrosin und reichlich Cystin; sie lösen sich nicht in Wasser, sind ohne Zersetzung überhaupt unlöslich und ganz unverdaulich.

2. **Elastin**, in den elastischen Fasern, gibt sämtliche Eiweißfarbenreaktionen und die entsprechenden Zersetzungsprodukte, ist unlöslich in Wasser, wird nur durch Pankreassaft, nicht durch Magensaft zu Pepton verdaut.

3. **Kollagen** ist das in größter Menge in unserem Körper vertretene Albuminoïd, es bildet die Bindegewebsfibrillen, die organische Grundsubstanz der Knochen und Knorpel. Es gibt nicht die Adamkiewiczsche und Millonsche Reaktion, liefert bei der Zersetzung kein Tyrosin, enthält also keine aromatische Oxygruppe. Es hat etwas größeren Sauerstoffgehalt als Eiweiß, entsteht daher wahrscheinlich durch Oxydation aus Eiweiß.

Kollagen, längere Zeit mit Wasser gekocht, löst sich unter Wasseraufnahme auf, gesteht aber beim Abkühlen zu einer festen Gallerte und heißt dann **Glutin** oder **Leim.** Durch Erhitzen auf 130° wird Leim wieder in Kollagen verwandelt. Leim ist ein Hydrat des Kollagens. Er ist löslich in heißem, nicht aber in kaltem Wasser (also umgekehrt, wie genuines Eiweiß), in dem er nur quillt.

Leim wird nicht gefällt durch Mineralsäuren, auch nicht durch Ferrocyankalium und Essigsäure oder Schwermetallsalze (außer Sublimat mit Salzsäure), dagegen läßt er sich aussalzen. Er gibt die Biuret- und Xanthoproteïnreaktion.

Leim wird durch Pepsin schwieriger, durch Trypsin leicht verdaut unter Bildung von Gluteosen und Leimpepton. Ueber die Bedeutung des Leims als Nahrungsmittel siehe Kapitel VIII.

Chondrin ist ein Gemenge verschiedener eiweißähnlicher Substanzen, darunter auch hauptsächlich Kollagen, das aber hier zum Teil gebunden ist an Chondroïtinschwefelsäure, d. i. eine Aetherschwefelsäure des Chondroïtins; letzteres zerfällt durch Kochen mit Mineralsäuren in Essigsäure und einen reducierenden stickstoffhaltigen Kohlehydratabkömmling.

Anhang zu den Eiweißkörpern: **Fermente.**

Zu den eiweißartigen Stoffen werden auch die Fermente oder Enzyme gerechnet, deren Zusammensetzung meist unbekannt ist, die aber einige Eigenschaften mit dem Eiweiß gemeinsam haben. Sie sind löslich in Wasser und Glycerin, sie werden durch Alkohol gefällt und zum Teil koaguliert, sie sind fällbar durch Aussalzen, nicht diffusibel, geben die Eiweißfarbenreaktionen. Sie sind Produkte der Zelltätigkeit.

Die Fermente haben alle große Neigung, sich festen Körpern anzuhängen und werden deshalb bei Bildung von Niederschlägen mit niedergerissen; diese Eigenschaft wird vielfach bei der Reingewinnung der Fermente benutzt.

Die wichtigste Eigenschaft der Fermente ist, daß sie schon in geringster Menge beliebig große Mengen gewisser Substanzen chemisch verändern, ohne selbst dabei chemische Veränderung zu erleiden. Ihre Wirkung besteht im allgemeinen in der Spaltung eines großen Moleküls in kleinere unter Wasseraufnahme und Umwandlung chemischer Spannkraft in kinetische Energie. Ihre Wirkung hängt ab von der Reaktion und der Koncentration der Lösung der Substanz, auf die sie wirken: sie sind umsoweniger wirksam, je koncentrierter die Lösung ist. Durch Erhitzen werden sie wirkungslos.

Man teilt sie ein in:

1. Gerinnungsfermente, die gewisse lösliche Eiweißkörper in einen unlöslichen und einen löslichen Teil spalten (z. B. Blutgerinnungsferment, Labferment des Magens, Myosinferment).
2. Verdauungsfermente, die die aufgenommenen unlöslichen oder löslichen, aber nicht resorbierbaren Nahrungsstoffe durch hydrolytische Spaltung in lösliche resorbierbare Spaltungsprodukte spalten; hieher gehören:
   a) diastatische Fermente (im Speichel, Pankreassaft), die Stärke in Zucker verwandeln;
   b) invertierende Fermente, welche die Doppelzucker in einfache Zucker spalten;
   c) peptische Fermente (im Magen- und Pankreassaft), die Proteïne in Proteosen spalten;
   d) fettspaltendes Ferment (im Pankreassaft), das die Neutralfette in Glycerin und Fettsäure spaltet.

Ueber die Wirkungsart der Fermente im einzelnen siehe die betreffenden Abschnitte der speciellen Physiologie.

§ 3. Endprodukte des Stoffwechsels.

Hieher gehören die Substanzen, die bei der Verbrennung der kraftliefernden Körpersubstanzen (Eiweiß, Fett, Kohlehydrate) entstehen und aus dem Körper ausgeschieden werden.

Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß die Endprodukte des Stoffwechsels nicht direkt bei der Verbrennung aus der Körpersubstanz entstehen, sondern daß dabei erst eine Reihe von Zwischenprodukten gebildet wird. Ueber diese intermediären Stoffwechselprodukte wissen wir aber noch nichts; alles, was darüber bisher angegeben worden ist, beruht lediglich auf Vermutungen. Wir können uns daher damit begnügen, die Endprodukte aufzuzählen.

Unter den Endprodukten des Stoffwechsels sind an erster Stelle zu nennen die früher schon erwähnten: **Kohlensäure** und **Wasser**, die Hauptverbrennungsprodukte jeder organischen Substanz.

Unter abnormen Verhältnissen werden organische Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, die noch brennbar sind, aus dem Körper ausgeschieden, offenbar als Produkte einer unvollständigen Verbrennung. Solche Stoffe sind:

1. Milchsäure, $C_3H_6O_3$. Man kennt drei Milchsäuren:

a) Aethylenmilchsäure: $CH_2OH \cdot CH_2 \cdot COOH$, ist im Körper nur in sehr kleinen Mengen gefunden worden.

b) Aethylidenmilchsäure: $CH_3 \cdot CHOH \cdot COOH$ und zwar:

α) die optisch inaktive Gärungsmilchsäure, die bei der Milchsäuregärung der Kohlehydrate entsteht;

β) die optisch aktive, rechtsdrehende Fleischmilchsäure, die im Muskel gefunden worden ist und im Harn ausgeschieden vorkommt.

Fleischmilchsäure ist eine sirupöse Flüssigkeit, in Wasser, Alkohol und Aether löslich; sie bildet mit Zink ein charakteristisches, kristallisierendes Salz, mit dessen Hilfe man die Fleischmilchsäure rein darstellt.

Milchsäure findet sich im Harn bei ungenügender Sauerstoffzufuhr (Dyspnoë).

2. β-Oxybuttersäure ($CH_3 \cdot CHOH \cdot CH_2 \cdot COOH$), Acetessigsäure ($CH_3 \cdot CO \cdot CH_2 \cdot COOH$) und Aceton ($CH_3 \cdot CO \cdot CH_3$) kommen bei Krankheiten, besonders bei Diabetes, im Harn ausgeschieden vor. Aceton kommt in sehr geringen Mengen auch im normalen Harn vor.

3. Hier ist zu erwähnen, daß auch Oxalsäure ($COOH \cdot COOH$) in sehr geringen Mengen im Harn vorkommt als oxalsaurer Kalk, in Briefkuvertform kristallisierend.

Während die Verbrennung der Kohlehydrate und Fette nur Wasser und Kohlensäure liefert, entstehen aus dem Eiweiß außerdem noch eine Reihe anderer Produkte, die den Stickstoff, Schwefel und Phosphor des Eiweiß enthalten. Diese Produkte haben also Bedeutung für die Beurteilung der Größe des Eiweißstoffwechsels.

Schwefel und Phosphor des Eiweiß gehen bei der physiologischen Verbrennung in Schwefelsäure und Phosphorsäure über, die als Salze zur Ausscheidung kommen.

Die stickstoffhaltigen Endprodukte des Stoffwechsels sind noch brennbar. Das Eiweiß wird bei der physiologischen Verbrennung also nicht ganz oxydiert, sondern hinterläßt einen noch oxydierbaren Rest, der aber im Körper nicht mehr verwendet werden kann. Die stickstoffhaltigen Endprodukte sind:

1. **Ammoniak**, kommt als Ammoniaksalz in geringen Mengen in den Ausscheidungen vor.

2. **Harnstoff**, $CO(NH_2)_2$, das Diamid der Kohlensäure oder das Karbamid, kristallisiert in farblosen langen rhombischen Prismen, reagiert neutral, schmeckt kühlend salpeterartig. Er schmilzt bei 130—132° C., zersetzt sich aber in Lösung schon bei 60—70° C. Er löst sich in Wasser und Alkohol, ist dagegen unlöslich in Aether.

Zersetzungen des Harnstoffs:

Harnstoff in Substanz erhitzt, gibt Ammoniak ab und bildet Biuret. Es bilden sich aus 2 Mol. Harnstoff 1 Mol. Biuret und 1 Mol. Ammoniak:

$$2\,CO(NH_2)_2 = NH_2 . CO . NH . CO . NH_2 + NH_3.$$

Biuret gibt mit Kupfersulfat und Kalilauge rotviolette Färbung (daher der Name Biuretreaktion!).

Beim Erhitzen mit Barytwasser, Alkalilauge, ferner unter der Einwirkung gewisser Mikroorganismen (bei der alkalischen Harngärung) geht der Harnstoff unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammoniak über.

Natriumhypobromit zersetzt den Harnstoff in Kohlensäure, Wasser und Stickstoff:

$$CO(NH_2)_2 + 3\,NaOBr = 3\,NaBr + CO_2 + 2\,H_2O + N_2.$$

Verbindungen des Harnstoffs:

Der Harnstoff geht mit mehreren Säuren und Salzen charakteristische Verbindungen ein; die Säuren addieren sich dabei an einen der Ammoniakreste, wobei der Stickstoff fünfwertig wird. Die wichtigsten Verbindungen sind:

a) Salpetersaurer Harnstoff, $CO(NH_2)_2 . HNO_3$. Er kristallisiert in sechsseitigen farblosen glänzenden Plättchen, ist leicht löslich in reinem Wasser, schwer löslich in salpetersäurehaltigem Wasser. Man erhält die Kristalle, wenn man zu koncentrierter Harnstofflösung einen Ueberschuß von starker Salpetersäure setzt. Die Verbindung dient zum Nachweis und zur Darstellung von Harnstoff.

b) Oxalsaurer Harnstoff $[CO(NH_2)_2]_2C_2H_2O_4$.

c) Merkurinitratharnstoff entsteht als weißer Niederschlag, wenn man zu Harnstofflösung Merkurinitratlösung setzt. Das Verhältnis, in dem sich Harnstoff und Merkurinitrat binden, ist verschieden je nach der Koncentration der verwendeten Harnstoff- und Merkurinitratlösung. Auf der Ausfällung des Harnstoffs mit Merkurinitrat beruht die Liebigsche Titriermethode zur Bestimmung des Harnstoffs.

Synthese des Harnstoffs:

Der Harnstoff entsteht

1. durch Erhitzen von Ammoniumcyanat:

$$NH_4 . O . CN = CO(NH_2)_2$$ (Wöhler 1828);

2. aus Ammoniumkarbonat unter Wasserabspaltung beim Erhitzen mit metallischem Natrium;

3. aus karbaminsaurem Ammoniak ($NH_2 . COONH_4$) unter Wasserabspaltung bei Durchleitung elektrischer Wechselströme durch die Lösung.

Vorkommen und Entstehen des Harnstoffs im Tierkörper.

Der Harnstoff bildet den größten Teil der Trockensubstanz des Harns des Menschen und der Säugetiere, er findet sich in geringer Menge im Blut, in allen Gewebsflüssigkeiten und vielen Organen des Körpers.

Der Harnstoff bildet das wichtigste stickstoffhaltige Endprodukt der Eiweißverbrennung. Andere stickstoffhaltige Endprodukte entstehen nur in geringer Menge. Die Größe der Harnstoffausscheidung hängt daher im allgemeinen von der Größe des Eiweißstoffwechsels ab.

Der Harnstoff wird im Tierkörper mindestens zu einem großen Teil aus den Verbrennungsprodukten des Eiweiß, nämlich der Kohlensäure und dem Ammoniak, durch synthetische Processe gebildet. Daß diese Bildung möglich ist, wird bewiesen durch folgende Tatsachen:

Gewisse Ammoniaksalze (vor allem kohlensaures Ammoniak) erscheinen, wenn sie in den Körper eingeführt werden, nicht als solche im Harne wieder, wohl aber ist danach die Menge des ausgeschiedenen Harnstoffs vermehrt. Dasselbe ist der Fall bei Eingabe einiger substituierter Ammoniake, nämlich der Aminosäuren Leucin, Glykokoll, Tyrosin u. a.

Der Beweis, daß das eingeführte Ammoniak wirklich zur Harnstoffbildung verbraucht wird, und nicht etwa bloß eine vermehrte Eiweißzersetzung und dadurch vermehrte Harnstoffausscheidung veranlaßt, wird erbracht durch die Tatsache, daß nach Eingabe gewisser substituierter Ammoniake entsprechend substituierte Harnstoffe entstehen.

So wurde nach Eingabe von Metaminobenzoësäure ($NH_2 . C_6H_4 . COOH$) gefunden: Uraminobenzoësäure $NH_2 . CO . NH . C_6H_4 . COOH$.

Der Ort der synthetischen Bildung des Harnstoffs aus Ammoniak ist die Leber. Leitet man durch die Leber eines Hundes gleich nach dem Tode künstlich Blut hindurch (in die Pfortader hinein,

aus den Lebervenen herans) und setzt dem Blute kohlensaures Ammoniak zu, so nimmt bei der Durchleitung der Ammoniakgehalt des Blutes ab, der Harnstoffgehalt zu. Nach künstlicher Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf nnd bei manchen Lebererkrankungen ist die Harnstoffanssoheidnng vermindert, dagegen die Ansscheidung von Ammoniak, sowie von Aminosäuren (Leucin, Tyrosin) dnrch den Harn gesteigert.

Die Art der Bildung der substituierten Harnstoffe weist auf eine Bedeutung der Karbaminsäure bei der Harnstoffbildung hin. Vielleicht entstehen beim Eiweißstoffwechsel Karbaminsäure und Ammoniak, die in der Leber zu Harnstoff umgebildet werden. Es würde daher der Harnstoff seiner Entstehung nach als Amid der Karbaminsäure anzusehen sein.

Die Bildung des Harnstoffs ans Ammoniaksalzen scheint den Zweck zu haben, das beim Eiweißstoffweehsel entstehende nnd für den Körper schädliche Ammoniak in eine unsehädliche Verbindung überzuführen.

Fraglich ist, ob aller im Körper gebildete Harnstoff aus Ammoniak und Ammoniakderivaten entsteht. Es ist wahrscheinlich, daß der Harnstoff wenigstens znm Teil anch direkt aus dem Eiweiß abgespalten werden kann.

3. Guanidinderivate.

Guanidin ist Imidoharnstoff: $NH{=}C{<}^{NH_2}_{NH_2}$: es kommt als solches nieht im Organismus vor, wohl aber in seinen Derivaten, dem Kreatin und Kreatinin.

Kreatin, $C_4H_9N_3O_2$, ist Methylgnanidinessigsäure:

$$NH{=}C{<}^{NH_2}_{N(CH_3){-}CH_2{-}COOH}.$$

Kreatinin, $C_4H_7N_3O$, ist das Anhydrid des Kreatins:

$$NH{=}C\begin{cases}NH{-}CO\\ N(CH_3){-}CH_2\end{cases}.$$

Kreatin läßt sieh dnreh Kochen mit verdünnten Sänren in Kreatinin verwandeln, Kreatinin dureh Kochen mit Alkalien wieder in Kreatin.

Synthetisch läßt sich Kreatin darstellen aus Cyanamid und Methylglykokoll (Sarkosin)

$$CN\,.\,NH_2 + NH(CH_3)\,.\,CH_2\,.\,COOH \;=\; NH{=}C{<}^{NH_2}_{N(CH_3)\,.\,CH_2\,.\,COOH}.$$

Kreatin und Kreatinin kristallisieren in monoklinen Prismen. Beide sind löslieh in Wasser. Kreatin reagiert nentral, Kreatinin alkaliseh. Beide liefern bei Einwirkung von Alkalien unter anderen Zersetzungsprodnkten anch Harnstoff.

Kreatinin in alkalischer Lösung gibt mit einigen Tropfen Nitroprussidnatrium eine bald abblassende Rotfärbung (Weylsche Kreatininprobe), die durch nachträglichen Zusatz von Essigsäure nicht wieder, wie beim Aceton, hervorgerufen wird. Mit Chlorzink verbindet sich Kreatinin zu einem schwer löslichen, leicht kristallisierenden Doppelsalz, dem Chlorzinkkreatinin.

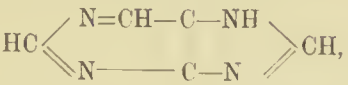
Kreatin findet sich im Blut und vielen Organen, hauptsächlich in den Muskeln, es wird als Vorstufe des Harnstoffs angesehen. Kreatinin ist Bestandteil des Harns.

Ob das Kreatinin des Harns aus dem Kreatin der Muskeln hervorgeht, ist noch fraglich. Der Kreatingehalt der Muskeln soll durch Muskelarbeit zunehmen, nicht aber der Kreatiningehalt des Harns. Anderseits ist beobachtet worden, daß bei Tieren nach Einführung von Kreatin in den Magen die Kreatininausscheidung im Harn entsprechend gesteigert ist.

Die Guanidingruppe ist im Eiweiß schon vorgebildet, und zwar im Arginin (Guanidinaminovaleriansäure).

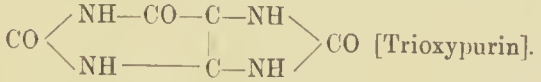
4. **Purinkörper.**

Hieher gehören die Harnsäure und die Purinbasen. Die Purinkörper leiten sich alle ab von dem Purin:



das zwar nicht im Körper vorkommt, das aber synthetisch dargestellt worden ist. Die Purinkörper sind Oxydations- und Substitutionsprodukte des Purins.

a) **Harnsäure,** $C_5H_4N_4O_3$, hat die Strukturformel:



Harnsäure kristallisiert rein dargestellt in farblosen, rhombischen Prismen, direkt aus dem Harn aber in durchwachsenen oder rosettenförmigen, gefärbten Hantel- und Wetzsteinformen. Harnsäure ist sehr schwer löslich in kaltem (0,05 g im Liter), etwas leichter in heißem Wasser (0,5 g im Liter) unlöslich in Alkohol und Aether.

Als zweibasische Säure bildet die Harnsäure neutrale und saure Salze. Die neutralen Alkalisalze sind in Wasser ziemlich löslich, auch die sauren Salze lösen sich etwas leichter als die freie Säure, doch fallen sie schon beim Abkühlen des Harns aus und bilden, indem sie Harnfarbstoffe mit niederreißen, rotbraune Niederschläge (Sedimentum lateritium).

Die harnsauren Salze der alkalischen Erden, der meisten Metalle und auch des Ammoniak sind in Wasser schwer löslich.

Die Schwerlöslichkeit der Harnsäure ist die Ursache davon, daß sie leicht in den Nieren und Harnwegen, sowie in den Geweben des Körpers abgelagert wird (Harngries, Gicht).

Wird Harnsäure mit Salpetersäure zur Trockne verdampft, so färbt sich der Rückstand nach Zusatz von Ammoniak rotviolett, nach Zusatz von Natronlauge blauviolett (Murexidprobe zum Nachweis der Harnsäure).

Durch vorsichtige Oxydation entsteht aus Harnsäure Allantoïn und Kohlensäure:

$$C_5H_4N_4O_3 + O + H_2O = C_4H_6N_4O_3\,(\text{Allantoïn}) + CO_2.$$

Allantoïn kommt in der Allantoïsflüssigkeit und im Harn der Säuglinge vor; es liefert bei Oxydation Harnstoff und Oxalsäure:

$$C_4H_6N_4O_3 + O + 2\,H_2O = 2\,CO(NH_2)_2 + C_2O_4H_2.$$

Synthetisch läßt sich Harnsäure darstellen:

a) durch Zusammenschmelzen von Harnstoff und Glykokoll:

$$3\,CO(NH_2)_2 + NH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH = C_5H_4N_4O_3 + 3\,NH_3 + 2\,H_2O.$$

b) aus Harnstoff und Trichlormilchsäureamid:

$$2\,CO(NH_2)_2 + C_3Cl_3O_2H_2NH_2 = C_5H_4N_4O_3 + ClNH_4 + H_2O + 2\,HCl.$$

Vorkommen und Entstehen der Harnsäure im Tierkörper:

Die Harnsäure kommt in geringen Mengen im Harn, sowie im Blute und den Organen des Menschen und der Säugetiere vor, findet sich aber als Hauptbestandteil im Harn der Vögel und Reptilien. Sie entsteht wie Harnstoff aus dem zersetzten Eiweiß.

Bei Vögeln scheint Harnsäure synthetisch aus Milchsäure und Ammoniaksalzen in der Leber gebildet zu werden. Wird bei Vögeln die Leber exstirpiert, so werden nämlich statt der Harnsäure Milchsäure und Ammoniaksalze durch den Harn ausgeschieden. Vögel scheiden ferner eingegebenen Harnstoff und Aminosäuren in Form von Harnsäure aus ihrem Körper aus. Ob auch bei Säugetieren Harnsäure synthetisch gebildet wird, ist nicht bekannt.

Die Harnsäure ist den Nucleïnbasen nahe verwandt, sie kann durch Reduktion in Xanthin und Hypoxanthin (siehe unten) verwandelt werden. Sie entsteht daher wahrscheinlich im Tierkörper durch Spaltung und Oxydation der Nucleïne.

Es wird angenommen, daß die Harnsäure besonders aus den Kernnucleïnen zerfallener Leukocyten entstehe, weil Vermehrung und größerer Zerfall der Leukocyten im Blute (Leukämie) von beträchtlich vermehrter

Harnsäureausscheidung begleitet ist und weil beim Digerieren von Milzpulpa, oder sogar gekochtem wässerigem Milzextrakt mit Blut Harnsäure gebildet wird, wozu aber die oxydative Tätigkeit des Blutes erforderlich ist.

Die Harnsäureausscheidung steigt mit der Zufuhr nucleïnreicher Nahrung. Harnsäure, in den Säugetierkörper eingeführt, wird größtenteils als Harnstoff ausgeschieden.

b) **Purinbasen,**

auch Nucleïn- oder Xanthinbasen genannt, und zwar

a) Adenin: $C_5H_5N_5$, Aminopurin;
b) Guanin: $C_5H_5N_5O$, Aminooxypurin;
c) Hypoxanthin: $C_5H_4N_4O$, Oxypurin;
d) Xanthin: $C_5H_4N_4O_2$, Dioxypurin.

Diese Substanzen sind nahe miteinander verwandt. Hypoxanthin ist ein Oxydationsprodukt des Adenins, Xanthin ist ein Oxydationsprodukt des Guanins und des Hypoxanthins. Sie werden als Vorstufen der Harnsäure angesehen, denn durch Reduktion von Harnsäure erhält man Xanthin und Hypoxanthin. Sie entstehen bei der Spaltung der Nucleïne (siehe S. 29).

In geringer Menge kommen sie im Harn, im Blute und den Organen, besonders Leber, Milz, Thymus und Pankreas, vor. Ihre Ausscheidung ist gesteigert bei Leukämie.

Substitutionsprodukte des Purins, in denen ein Teil des Wasserstoffs durch Methylgruppen ersetzt ist, sind das Coffeïn oder Theïn (Dioxytrimethylpurin) und das Theobromin (Dioxydimethylpurin).

5. **Hippursäure,** Benzoylglykokoll, $C_6H_5 . CO . NH . CH_2 . COOH$, findet sich im Harne der Pflanzenfresser. Sie entsteht durch Synthese aus Benzoësäure ($C_6H_5 . COOH$) und Glykokoll ($NH_2 . CH_2 . COOH$) in der Niere.

6. **Gallensäuren** sind Paarungen von einer stickstoffhaltigen mit einer stickstofffreien Säure. Der stickstoffhaltige Teil ist eine Aminosäure (Glykokoll oder Taurin), der stickstofffreie ist Cholalsäure (resp. Fellinsäure).

Die Gallensäuren sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether. Sie werden aus der alkoholischen Lösung durch Aether kristallinisch gefällt.

Sie geben mit Furfurol und koncentrierter Schwefelsäure oder mit Rohrzucker und koncentrierter Schwefelsäure (wobei erst Furfurol gebildet wird) eine kirschrote Färbung (Pettenkofersche Reaktion).

Die Gallensäuren sind einbasische Säuren, die sich mit Alkalien zu Salzen verbinden. Die Salze sind optisch aktiv, rechtsdrehend.

In der menschlichen Galle finden sich:

a) die **Glykocholsäure,** $C_{26}H_{43}NO_6$,

ist eine Paarung von Glykokoll und Cholalsäure:

b) die **Taurocholsäure,** $C_{26}H_{45}NSO_7$,

ist eine Paarung von Taurin mit Cholalsäure.

Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$,

eine einbasisehe Säure mit drei —OH-Gruppen (Trioxysäure), ist eine ungesättigte Verbindung, denn sie addiert direkt Brom. Ihre Konstitution ist im übrigen unbekannt, ebenso ihre Entstehung im Organismus. Ihr hoher Kohlenstoffgehalt maeht es wahrscheinlich, daß sie erst durch Synthese gebildet wird.

Neben Cholalsäure findet sich in der menschlichen Galle als stickstofffreier Bestandteil der Gallensäuren auch die Fellinsäure, $C_{23}H_{40}O_4$. Bei Tieren kommen noeh andere der Cholalsäure verwandte Säuren als stickstofffreier Bestandteil der Gallensäuren vor.

Glykokoll, Aminoessigsäure, $NH_2 . CH_2 . COOH$, ist Zersetzungsprodukt der Eiweißkörper; es kommt vor besonders unter den Spaltungsprodukten des Leims.

Taurin, Aminoäthylsulfonsäure, $NH_2 . C_2H_4 . SO_2OH$ (der Sehwefel ist direkt an Kohlenstoff gebunden, daher Sulfonsäure), ist aueh Stoffweehselprodukt des Eiweiß.

Die Gallensäuren werden in der Leber gebildet und als Natriumsalze mit der Galle ausgesehieden. Im Darm werden sie zum Teil wieder resorbiert, zum Teil durch die Darmfäulnis in ihre Anhydride, die Dyslysine, übergeführt. Die Gallensäuren begünstigen im Darm die Verdauung und Resorption der Fette (siehe Kapitel X).

7. **Gallenfarbstoffe.** Die wiehtigsten sind:

a) das **Bilirubin,** ein rotgelber Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_6$;

b) das **Biliverdin,** ein grüner Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_8$.

Biliverdin ist ein Oxydationsprodukt des Bilirubins.

Die Gallenfarbstoffe sind sehwache Säuren, bilden mit Alkalien lösliehe, mit Kalk unlösliehe Salze (letztere finden sieh in Gallensteinen).

Bilirubin ist schwer löslich in Alkohol, leieht löslieh in Chloroform, kristallisiert in rhombisehen Tafeln. Biliverdin ist leicht löslieh in Alkohol, sehwer löslieh in Chloroform.

Bilirubin geht bei der Reduktion dureh Wasserstoff in statu naseendi unter Wasseraufnahme in Hydrobilirubin $C_{32}H_{40}N_4O_7$ über, das mit einem Farbstoff des Harns, dem Urobilin, identisch

sein soll, sich aber durch Oxydation nicht wieder in Bilirubin verwandeln läßt.

Gmelinsche Probe: Wenn man in einem Reagenzglas Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, vorsichtig mit einer wäßrigen Lösung von Gallenfarbstoff überschichtet, so entstehen an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten farbige Schichten, und zwar von oben nach unten: grün, blau, violett, rot, rotgelb. Die Farbstoffe, die die verschiedenen Farben geben, entstehen durch Oxydation des Bilirubins, resp. Biliverdins; sie stellen verschiedene Oxydationsstufen der Gallenfarbstoffe dar.

Die Gallenfarbstoffe entstehen in der Leber bei dem Zerfall der roten Blutkörperchen aus dem Hämatin, das sein Eisen verliert:

$$C_{32}H_{32}N_4O_4Fe \text{ (Hämatin)} + 2H_2O - Fe = C_{32}H_{36}N_4O_6 \text{ (Bilirubin)}.$$

8. Außer den genannten Endprodukten des Stoffwechsels finden sich im Harn noch aromatische Körper ausgeschieden, von denen aber nicht sicher zu sagen ist, ob sie beim Stoffwechsel entstehen oder ob sie bloß als Durchgangsprodukte durch den Körper anzusehen sind. Bei der Eiweißfäulnis im Darm bilden sich nämlich aromatische Verbindungen (Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol, Skatol), die, soweit sie nicht schon mit dem Kot ausgeschieden werden, in den Körper gelangen, hier nur in geringem Maße oxydiert werden (zu Indoxyl, Skatoxyl) und zum Teil mit Schwefelsäure gepaart im Harn den Körper verlassen. Weiteres darüber siehe Kapitel VII und IX.

Kapitel II. **Blut.**

Das Blut strömt in einem weit verzweigten, in sich geschlossenen Röhrensystem durch den ganzen Körper. Seine wesentlichste physiologische Aufgabe ist, den Stoffverkehr zwischen den Organen zu vermitteln, Ernährungsstoffe den Organen zuzuführen und die Stoffwechselprodukte zu entfernen.

Das Blut ist eine rote, undurchsichtige, salzig schmeckende, eigentümlich riechende Flüssigkeit von 1,053—1,066 spec. Gewicht, und von etwa fünfmal größerer Viskosität als Wasser. Es reagiert auf Lackmus in frischem Zustande neutral oder schwach sauer, nach einigem Stehen alkalisch infolge Entweichen von CO_2. Die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes beträgt $\Delta = 0{,}52^0 - 0{,}54^0$, das entspricht einem osmotischen Druck von etwa 7 Atmosphären.

Das Blut besteht aus einer klaren, gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Plasma, und darin suspendierten körperlichen Bestandteilen, den roten und weißen Blutkörperchen. Histologisch betrachtet, ist das Blut ein Gewebe mit flüssiger Intercellularsubstanz.

Blut außerhalb des Körpers gerinnt wenige Minuten nach Austritt aus den Gefäßen, d. h. es erstarrt zu einer gallertigen Masse. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines Eiweißkörpers aus dem Plasma. Das ausgeschiedene Eiweiß, Fibrin, bildet ein Netzwerk, das die Blutkörperchen in ihre Maschen einschließt. Das Gerinnsel schrumpft allmählich und preßt dadurch eine klare, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, das Blutserum, aus sich aus. Das Gerinnsel mit den eingeschlossenen Körperchen heißt Blutkuchen. Blutplasma besteht aus Serum und dem fibrinbildenden Eiweiß. Serum ist Plasma ohne fibrinbildendes Eiweiß. Defibriniert heißt das Blut, aus dem das Fibrin durch Schlagen (z. B. mit einem Stabe) entfernt ist; das Fibrin bleibt dabei am Stabe hängen; das defibrinierte Blut besteht aus Körperchen und Serum.

Die Blutmenge beträgt beim Menschen etwa 7,5% des Körpergewichts, d. s. beim erwachsenen Mann rund 5 Liter; hievon sind 35 Volumprocent Blutkörperchen und 65 Volumprocent Plasma.

§ 1. Blutkörperchen.

1. Die roten Blutkörperchen

des Menschen sind weiche, elastische, bikonkave Scheibchen mit abgerundeten Rändern, von 7—8 μ Durchmesser, 1,6 μ Dicke, 72 μ^3 Volum und 128 μ^2 Oberfläche, die bei durchfallendem Licht in dünner Schicht gelbgrün, in dicker Schicht rot aussehen und 1,100 spec. Gewicht haben; sie sind schwerer als das Plasma, daher sinken sie im stehenden Blute zu Boden.

Der Mensch und die meisten Säugetiere haben runde, kernlose rote Blutkörperchen, Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische haben ovale, kernhaltige rote Blutkörperchen.

1 mm^3 Blut enthält beim Manne etwa 5, bei der Frau 4,5 Millionen rote Blutkörperchen. Die Gesamtoberfläche der roten Blutkörperchen beträgt beim Manne 3200 m^2, bei der Frau 2900 m^2.

Durch die große Oberfläche der Blutkörperchen wird die Sauerstoffaufnahme und -abgabe bei der Lungen- und Gewebeatmung begünstigt. Die Zahl der Blutkörperchen wird bestimmt, indem man sie in einem genau abgemessenen, um einen bekannten Betrag verdünnten Blutquantum unter dem Mikroskop in einer besonders konstruierten Zählkammer zählt.

Die Zahl der roten Blutkörperchen ist bei Bewohnern des Hochgebirges größer als bei Bewohnern des Tieflandes.

Die roten Blutkörperchen bestehen aus 65% Wasser und 35% Trockensubstanzen; von den letzteren ist die wichtigste:

Der rote Blutfarbstoff, **Hämoglobin**, bildet 87—95% der Trockensubstanz der Blutkörperchen (11—15% des Blutes); er ist in das Stützgerüst der Blutkörperchen, das Stroma, eingelagert.

Das in den Blutkörperchen befindliche Hämoglobin löst sich in der Blutflüssigkeit nach Zusatz von Wasser, Aether, Chloroform, Galle zum Blut,

ferner bei der Fäulnis, nach Gefrieren und Wiederauftauen des Blutes, nach Durchleitung von starken elektrischen Schlägen. Blut, dessen Blutfarbstoff gelöst ist, sieht durchsichtig (lackfarben) aus.

Die Ursache des Hämoglobinaustritts liegt entweder in der Störung des osmotischen Gleichgewichts zwischen den Körperchen und der umspülenden Flüssigkeit, oder in einer Aenderung der Permeabilität der Zellen. Ersteres tritt z. B. ein nach Wasserzusatz, es quellen die Körperchen und gehen dadurch zu Grunde; letzteres ist bedingt durch die Auflösung des Cholesterins und Lecithins, z. B. in Aether etc. Hämoglobin tritt auch aus den Blutkörperchen aus, wenn dieselben in das Blutserum einer anderen Tierart gebracht werden. Da solches Serum alle physikalischen Eigenschaften hat, die das Bestehen der Blutkörperchen in ihm ermöglichen, so muß die Ursache dieses Hämoglobinaustritts in chemischen Verschiedenheiten verschiedener Blutserumarten bestehen. Diese Verschiedenheiten liegen in den Eiweißkörpern. Eiweiß einer Serumart wirkt auf die Körperchen einer anderen Tierart wie ein Gift (globulicide oder hämolytische Wirkung des Serums).

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird kolorimetrisch bestimmt, indem man ein abgemessenes Blutquantum mit Wasser so verdünnt, daß die Lösung gleiche Färbkraft besitzt, wie eine Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt, und dann aus der Verdünnung die Hämoglobinmenge berechnet.

Die chemischen Eigenschaften des Hämoglobins siehe S. 27.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins besteht darin, daß es vermöge seiner Fähigkeit, sich mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin locker zu verbinden, als Sauerstoffträger dient (siehe S. 27 u. 48).

Das Stroma der roten Blutkörperchen, das nach dem Austritt des Blutfarbstoffs zurückbleibt, besteht aus Eiweiß, Fett, Lecithin, Cholesterin. Außerdem enthält die Asche der roten Blutkörperchen hauptsächlich Kaliumchlorid und Kaliumphosphat.

Die roten Blutkörperchen zerfallen im Körper fortwährend in großer Zahl. Orte des Zerfalls sind Leber und Milz. Ersatz des Verlustes durch Neubildung findet im roten Knochenmark statt (beim Embryo auch in der Leber und Milz) aus kernhaltigen gefärbten Blutzellen, den Hämatoblasten. Aus den Hämatoblasten gehen die roten Blutkörperchen durch indirekte Teilung hervor; anfangs besitzen sie noch einen Kern, später verschwindet derselbe.

2. Die weissen Blutkörperchen,

auch Leukocyten oder Lymphkörperchen genannt, sind meist etwas größer als die roten; sie sind farblose, ein- oder mehrkernige Zellen, die ihre Gestalt wie Amöben verändern und durch Ausstrecken und Einziehen von Protoplasmafortsätzen wandern können. In Ruhe sind sie kugelig.

Man kennt mehrere Arten von Leukocyten, die sich voneinander durch ihre Größe und durch Beschaffenheit von Kern und Protoplasma unterscheiden:

1. Kleine, protoplasmaarme, einkernige Zellen von 4—7 μ Durchmesser, spärlich vorhanden.

2. Größere, protoplasmareiche Zellen von 7—10 μ Durchmesser, mit einem oder mehreren Kernen (große mononucleäre und polynucleäre Zellen), bilden die Hauptmenge der Leukocyten.

3. Granuläre Zellen von 8—14 μ Durchmesser, die in ihrem Protoplasma viele Granulationen haben; die Granulationen sind färbbar, aber bei verschiedenen Zellen in verschiedener Weise. Man unterscheidet dementsprechend oxyphile (eosinophile), basophile und neutrophile Zellen, je nachdem sich die Granulationen mit sauren, basischen oder neutralen Farbstoffen färben lassen.

Beim Menschen sind drei Viertel der weißen Blutkörperchen polynucleär, ein Viertel mononucleär.

Die Zahl der Leukocyten beträgt rund 10000 in 1 mm^3 Blut (1 weißes auf 500 rote), unterliegt aber erheblichen Schwankungen.

Die Leukocyten enthalten außer Wasser hauptsächlich Eiweiß (vorwiegend Nucleïne und Nucleoproteïde) und in geringer Menge Lecithin, Cholesterin und Salze.

Die weißen Blutkörperchen sind im stande, durch die Stomata der Kapillarwände hindurch in die Gewebe zu wandern, daher heißen sie auch Wanderzellen. Ihre physiologische Bedeutung liegt darin, daß sie den Transport mancher ungelösten Substanzen (Fett, Pigment) vermitteln und fremde Körper (z. B. Bakterien) zerstören und entfernen. Sie treten in besonders großen Mengen da aus den Gefäßen aus, wo in den Geweben entzündungerregende fremde Stoffe sind, und bilden hier durch massenhaften Austritt den Eiter. Sie werden zu ihrer Tätigkeit angeregt durch chemische Einwirkungen.

Die weißen Blutkörperchen entstehen in den Lymphdrüsen, in der Milz und im Knochenmark (siehe Kapitel VI).

Außer den roten und weißen Blutkörperchen sind noch andere geformte Bestandteile im Blute zu finden, nämlich:

Blutplättchen, d. s. farblose, stark lichtbrechende, leicht vergängliche Zellen von 2—3mal kleinerem Durchmesser, als die roten Blutkörperchen, die amöboïde Bewegung zeigen; ihre Zahl beträgt etwa 40000 in 1 mm^3 Blut.

Elementarkörnchen, d. s. Fettkörnchen, die durch den Chylus in das Blut kommen.

§ 2. Blutplasma.

Blutplasma kann rein erhalten werden, wenn man ungeronnenes Blut bei niedriger Temperatur (gegen 0° C.) stehen läßt. Die Gerinnung wird dadurch verhindert, die Körperchen senken sich, das Plasma steht als klare Flüssigkeit über den Körperchen.

Das Plasma ist eine gelbliche, in frischem Zustande neutral reagierende Flüssigkeit vom spec. Gewicht 1.03: es enthält 9% Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiß (7—8%):

a) Serumalbumine (3—5%).

Die Albumine unterscheiden sich voneinander durch ihr specifisches Drehungsvermögen, ihre Koagulationstemperatur und, sofern sie kristallisierbar sind (wie im Pferdeserum), durch die Kristallform.

b) Serumglobuline (3—4%).

Der Gehalt des Plasma an Albumin und Globulin unterliegt erheblichen Schwankungen. Im allgemeinen überwiegen die Albumine im Blute des gut ernährten, die Globuline in dem des hungernden Körpers.

c) Fibrinogen (0,1—0,3%).

Fibrinogen ist ein globulinartiger Eiweißstoff, aus dem bei der Gerinnung das Fibrin entsteht. Die Menge des Fibrins ist gering (0,1—0,3%), sein Volum erscheint aber groß, weil es gequollen ist. Die Fibrinbildung beruht wahrscheinlich auf der Spaltung des Fibrinogens in das unlösliche Fibrin und in einen nicht genau definierten, löslichen Eiweißkörper. Die Gerinnung wird bewirkt durch ein Ferment, das Thrombin; dieses Ferment ist im Blute innerhalb der gesunden Gefäßwand nicht vorhanden, es entsteht erst beim Austritt des Blutes aus den Gefäßen, und zwar durch Zerfall von Blutplättchen.

Defibriniertes Blutplasma heißt Blutserum.

Solange das Blut innerhalb der gesunden Gefäßwand ist, gerinnt es nicht. Die Gerinnung des Blutes wird gehemmt durch Abkühlen, durch Zusatz gesättigter Salzlösungen, z. B. Magnesiumsulfatlösung und durch Zusatz von oxalsauren, fluorwasserstoffsauren und fettsauren Salzen. Lösliche Kalksalze befördern die Bildung des Gerinnungsferments. Die Gerinnungsfähigkeit des Blutes kann auch aufgehoben werden durch intravaskuläre Injektion von Proteosen oder von Blutegelextrakt.

Die Gerinnung hat den Zweck, Blutungen aus verletzten Gefäßen zu stillen, indem das Gerinnsel die Oeffnung der Gefäße verstopft. Bei der Bluterkrankheit gerinnt das Blut nicht, daher treten hier leicht lebensgefährliche Blutungen auf.

2. Aetherextraktivstoffe: Fette, Cholesterin, Cholesterinfettsäureester, Lecithin (etwa 0,5%).

3. Kohlehydrate, und zwar Traubenzucker (0,1%). In Form des Traubenzuckers werden die Kohlehydrate durch das Blut im Körper von einem Orte zum anderen transportiert.

4. Produkte des Stoffwechsels: Harnstoff (0,05%), Harnsäure, Kreatin, Xanthin, Milchsäure und andere in kleinen Mengen.

5. Salze (0,8%), hauptsächlich Kochsalz (0,6%) und neutrales und saures Natriumkarbonat, in geringerer Menge saures Calciumkarbonat, Magnesiumsulfat.

Das Plasma enthält auch die ihrer chemischen Natur nach noch unbekannten, wahrscheinlich eiweißartigen Schutzstoffe, die den Körper vor Infektionskrankheiten schützen. Sie können angeboren oder durch Ueberstehen der Krankheit erworben sein. Diese Schutzstoffe wirken dadurch, daß sie entweder die Bakterien selbst töten, oder daß sie die giftigen Stoffwechselprodukte der Bakterien, die Toxine, unschädlich machen.

Es gibt auch solche Schutzstoffe, die auf fremdes Blut in ähnlicher Weise wirken, sei es, daß sie die Körperchen solchen Blutes auflösen, sei es, daß sie die dem Körper fremden Serumeiweißstoffe fällen.

Kapitel III. Blutgase und Chemie der Atmung.

§ 1. Blutgase.

Zur Blutgasanalyse bringt man das körperwarme Blut in einen luftleeren Raum; die Gase entweichen dann in den luftleeren Raum, können danach aufgefangen und analysiert werden. Zur Erzeugung des Vakuums bei der Blutgasanalyse bedient man sich der Quecksilberluftpumpe.

An Gasen enthält das Blut Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff.

Der **Sauerstoff** ist nur zu einem sehr geringen Teil im Wasser des Blutes gelöst, dagegen größtenteils chemisch gebunden an das Hämoglobin zu Oxyhämoglobin. Der Sauerstoffgehalt des Blutes ist nämlich nicht proportional dem über dem Blute lastenden Partiardruck [1]) des Sauerstoffes, was bei physikalischer Lösung der Fall sein müßte.

Das Oxyhämoglobin ist eine leicht dissociierbare Verbindung, die bei der Dissociation ihren Sauerstoff abgibt.

Bei einer dissociierbaren Verbindung, bei der durch die Dissociation ein gasförmiger Bestandteil entsteht, ist der Dissociationsgrad abhängig von der Temperatur und dem Druck des Gases. Im Vakuum wird körperwarmes Oxyhämoglobin vollständig dissociiert (nicht aber bei 0°); im übrigen wächst der Gehalt einer Hämoglobinlösung an chemisch gebundenem Sauerstoff mit dem Partiardruck des Sauerstoffs, aber nicht proportional wie bei einfacher Absorption des Sauerstoffs durch die Lösung.

Die **Kohlensäure** ist auch nur zu einem geringen Teil im Wasser des Blutes gelöst, größtenteils leicht dissociierbar chemisch gebunden an die Alkalien des Blutplasma (hauptsächlich zu Natriumbikarbonat, in geringer Menge auch zu saurem Calciumkarbonat). Das Gesamtblut enthält übrigens mehr Kohlensäure, als der entsprechende Anteil des Plasma, die Blutkörperchen enthalten daher auch Kohlen-

[1]) In einem Gasgemenge ist der Partiardruck eines der Gase der Anteil am Gesamtdruck, den das betreffende Gas für sich allein ausübt.

säure, und zwar in leicht dissociierbarer Form gebunden, wahrscheinlich an Hämoglobin oder an Alkaliphosphate.

Im Vakuum entweicht die Kohlensäure des Blutes nicht nur aus den sauren, sondern auch aus den neutralen Karbonaten, weil im Blute Substanzen von schwach saurem Charakter sind, die die Kohlensäure aus ihren Verbindungen mit dem Alkali austreiben. Solche Substanzen sind die Serumeiweißstoffe und das Hämoglobin.

Der Stickstoff ist im Blute nur physikalisch gelöst.

Der Gehalt des Blutes an Gasen ist ungefähr:

	a) Arterielles Blut:	b) Venöses Blut:
Sauerstoff . .	22 Volumprocent	11 Volumprocent
Kohlensäure .	33 „	44 „
Stickstoff . .	2 „	2 „

Die Gasvolumina sind für 0° C. Temperatur und 760 mm Hg Druck angegeben. Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes entspricht nahezu dem größtmöglichen. Der Kohlensäuregehalt des venösen Blutes dagegen beträgt noch nicht die Hälfte des größtmöglichen.

Das arterielle Blut ist hellrot, das venöse dunkelrot.

Die verschiedene Färbung des arteriellen und venösen Blutes ist durch den verschiedenen Sauerstoffgehalt bedingt. Auch künstlich läßt sich arterielles Blut durch Sauerstoffentziehung (Schütteln mit sauerstofffreien Gasen) dunkelrot machen, venöses durch Schütteln mit Sauerstoff hellrot.

Bei der Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse nimmt infolge der Kohlensäureaufnahme die Koncentration des Plasma zu, weil die roten Blutkörperchen durch Wasseraufnahme aus dem Plasma quellen; auch wird durch die Massenwirkung der Kohlensäure aus dem Kochsalz Salzsäure frei gemacht, die in die Blutkörperchen übergeht, während Alkalikarbonat zurückbleibt. Bei der Arterialisierung findet der umgekehrte Vorgang statt.

Das venöse Blut findet sich in den Venen (außer Lungenvenen), dem rechten Herzen und der Lungenarterie, das arterielle Blut in den Arterien (außer Lungenarterie), dem linken Herzen und den Lungenvenen. Die Umwandlung des venösen Blutes in das arterielle geschieht also durch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe in den Lungen: Lungenatmung. Die Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse geschieht durch Sauerstoffabgabe und Kohlensäureaufnahme in den Geweben: Gewebeatmung.

§ 2. Die Lungenatmung.

Der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft beruht auf Gasdiffusion durch die Alveolen- und Kapillarwände hindurch. Die

Gasdiffusion erfolgt von den Orten höheren Gasdrucks zu den Orten niedrigeren Gasdrucks.

Die Ein- und Ausatmungsluft enthält an Gasen:

	a) Inspirationsluft	b) Expirationsluft
Stickstoff . .	79 Volumprocent	80 Volumprocent
Sauerstoff . .	21 „	16 „
Kohlensäure .	0,04 „	4 „

Der Zusammensetzung entsprechend beträgt bei 760 mm Hg Barometerstand:

	a) in der Inspirationsluft	b) in der Exspirationsluft
der Sauerstoffdruck	152 mm Hg	122 mm Hg
der Kohlensäuredruck	0,3 „ „	30 „ „

Der Druck oder die Spannung der Blutgase wird angegeben durch den Partiardruck der Gase im Raum über dem Blute, der nötig ist, um den Gasgehalt des Blutes konstant zu halten. Es beträgt etwa:

	a) im arteriellen Blut	b) im venösen Blut
der Sauerstoffdruck	30 mm Hg	20 mm Hg
der Kohlensäuredruck	20 „ „	40 „ „

Es ist also in der Inspirationsluft der Sauerstoffdruck größer, der Kohlensäuredruck kleiner, als im venösen Blut. Deshalb diffundiert Sauerstoff aus der Inspirationsluft in das venöse Blut, Kohlensäure aus dem Blute in die Lungenluft.

Nach Angabe einiger Autoren soll das Lungenparenchym sich auch aktiv an der Abgabe der Kohlensäure beteiligen (wie die Drüsenzellen an der Sekretion).

Der niedrigste Barometerstand, bei dem die Atmung des ruhenden Körpers noch ungestört erfolgen kann, beträgt etwa 350 mm Quecksilbersäule.

Der ins Blut aufgenommene Sauerstoff begünstigt die Kohlensäureabgabe, weil er die Kohlensäurespannung erhöht. Das beruht darauf, daß das Oxyhämoglobin stärker sauren Charakter hat, als das reducierte Hämoglobin.

Der erwachsene Mensch atmet in 24 Stunden etwa 700 g oder 500 Liter Sauerstoff ein, 900 g oder 450 Liter Kohlensäure aus.

Das Verhältnis des exspirierten Kohlensäurevolums zum inspirierten Sauerstoffvolum heißt der **respiratorische Quotient**; über seine Größe unter verschiedenen Bedingungen siehe Kapitel XII.

Außer durch die Lungen wird auch durch die Haut Kohlensäuregas gewöhnlich nur in geringen Mengen ausgeschieden (insensible Perspiration, 8 g täglich); diese Ausscheidung ist jedoch bei Schweißsekretion erheblich gesteigert.

§ 3. Die Gewebeatmung

besteht darin, daß vom Blut Sauerstoff an die Gewebe abgegeben, Kohlensäure aus denselben aufgenommen wird. Die Sauerstoffabgabe erfolgt, weil der Sauerstoffdruck im Blute größer ist, als in den Geweben, wo er wegen des fortwährenden Sauerstoffverbrauchs gleich 0 ist. Die Kohlensäure, die bei den Verbrennungen in den Geweben entsteht, häuft sich dort so an, daß ihr Druck größer ist, als der des arteriellen Blutes, und sie daher ins Blut übergehen muß.

Die physiologischen Verbrennungen, bei denen der Sauerstoff des Blutes verbraucht und die Kohlensäure gebildet wird, finden nicht in dem Blute selbst statt, sondern in den Geweben aus folgenden Gründen:

1. Die Größe der physiologischen Verbrennungen ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Blutgehalt des Körpers. Warmblüter zeigen nach erheblichen Aderlässen keine Veränderung der Größe der Sauerstoffzehrung und Kohlensäurebildung, und bei Kaltblütern (Frosch) können sogar die physiologischen Verbrennungen weiter vor sich gehen, wenn alles Blut entzogen und verdrängt ist durch physiologische Kochsalzlösung, die man in das Gefäßsystem eingespritzt hat.

2. Würden die Verbrennungsprocesse, auf denen die Kontraktion und die Leistungen der tätigen Muskeln beruhen, in dem Kapillarblut der Muskeln stattfinden, so müßte die Muskelfaser ihre Arbeit leisten, indem sie die Wärme, die ihr aus dem Blute zugeführt würde, in mechanische Arbeit verwandelte. Durch Erwärmen der Muskelfasern kann man aber nicht so kräftige Kontraktionen erzielen, wie bei der physiologischen Erregung, wenn man nicht Temperaturen anwendet, die das Leben der Muskelfasern vernichten (siehe Kapitel XIV). Ueberdies lassen sich Muskeln, aus deren Gefäßen das Blut mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespült ist, ja sogar isolierte Muskelfasern durch Erregung zur Kontraktion bringen.

Kapitel IV. Blutbewegung.

§ 1. Einleitung.

1. Damit das Blut den Stoffverkehr zwischen den Organen des Körpers vermitteln kann, muß es in dem Gefäßsystem bewegt werden.

2. Das Blut strömt aus der linken Herzkammer durch Aorta und Körperarterien zu den Kapillaren, von da durch die Venen und den rechten Vorhof zur rechten Herzkammer, und dann durch

Lungenarterien, -kapillaren und -venen zum linken Vorhof und zur linken Herzkammer zurück. (Harvey, 1628.)

Die Vena portae, die aus den Kapillaren der Baucheingeweide hervorgeht, verzweigt sich in der Leber nochmals in Kapillaren, die dann in die Lebervenen übergehen.

3. Ursache der Blutbewegung ist die Verschiedenheit des Blutdrucks in verschiedenen Gefäßbezirken. Das Blut wird von den Orten höheren Drucks zu den Orten niedrigeren Drucks getrieben.

4. Die Druckunterschiede werden geschaffen durch die rhythmisch sich kontrahierenden Herzkammern, die einerseits bei ihrer Kontraktion (Systole) ihren Inhalt in die Aorta und Lungenarterie entleeren und dort den Druck vergrößern, anderseits bei ihrer Erschlaffung (Diastole) Blut aus den Vorhöfen und Venen in sich aufnehmen.

5. Die Klappenventile des Herzens verhindern den Rücktritt des Blutes aus den Herzkammern in die Venen und aus den Arterien in die Kammern und bedingen so die Strömung des Blutes in nur einer Richtung.

§ 2. Herz.

1. Bau des Herzens.

Das Herz ist ein hohler Muskel, dessen Höhlung durch eine Scheidewand in eine linke und eine rechte Höhle geteilt wird. Jede Höhle besteht aus dem dünnwandigen Vorhof (Atrium) und der dickwandigen Kammer (Ventrikel). Die Wand des linken Ventrikels ist entsprechend seinen größeren Leistungen dicker, als die des rechten.

Die Kammerwand besteht aus einer mittleren Schicht mit cirkulär gerichteten Muskelfibrillen, die hauptsächlich als Triebwerkzeug für die Blutbewegung dient, und einer äußeren und inneren Schicht mit mehr weniger schräg longitudinal gerichteten Fibrillen. Die Fibrillen der äußeren Schicht gehen im Herzwirbel an der Herzspitze in Achtertouren in die Fibrillen der inneren Schicht über; sie dienen dazu, der Herzspitze einen Halt bei der Kontraktion zu geben.

An der Grenze der Vorhöfe und Kammern sind innen befestigt die Atrioventrikularklappen, d. s. rechts drei (tricuspidalis), links zwei (bicuspidalis) in die Ventrikel hineinragende Membranen, an deren freiem Rande die Chordae tendineae befestigt sind, die durch die Musculi papillares mit der Ventrikelwand zusammenhängen.

An der Grenze zwischen Kammer und Aorta resp. Lungenarterie befinden sich je drei taschenförmige Semilunarklappen: die Oeffnung der Taschen sieht nach den Arterien hin.

2. Eigenschaften des Herzmuskels.

Der Herzmuskel ist nicht aus getrennten, für sich allein erregbaren Muskelfasern zusammengesetzt, sondern stellt eine zusammenhängende Masse kontraktiler Substanz, ein großes Zellsyncytium, dar.

Der Herzmuskel ist quergestreift, unterscheidet sich aber von den quergestreiften Skelettmuskeln durch folgendes:

a) Der Herzmuskel zuckt langsamer, als der Skelettmuskel; die Muskulatur des Ventrikels zuckt noch etwas langsamer, als die der Vorhöfe.

b) Ein Reiz ruft, sofern er überhaupt wirksam ist, immer eine maximale Zuckung des Herzmuskels hervor, während der Skelettmuskel untermaximale Zuckungen bei schwacher Reizung liefert.

c) Der Herzmuskel ist nur unter gewissen abnormen Bedingungen tetanisierbar. Reizt man den Herzmuskel dauernd durch einen konstanten Strom, oder durch frequente Induktionsströme, so tritt gewöhnlich nicht, wie beim Skelettmuskel, eine Dauerkontraktion auf, sondern der Herzmuskel vollführt dann rhythmisch einzelne Zuckungen, die höchstens zu einem unvollkommenen Tetanus (unregelmäßigem Wühlen und Wogen des Muskels) verschmelzen.

d) Der Herzmuskel ist während seiner Kontraktion vom Beginn bis zum Maximum der Verkürzung unerregbar (refraktär), d. h. ein Reiz, der ihn in diesem Stadium trifft, ist wirkungslos. Im Stadium der Erschlaffung ist der Herzmuskel wieder erregbar; trifft ihn in diesem Stadium ein Reiz, so entsteht eine neue Kontraktion, die umso größer ist, je später die Reizung erfolgt.

Wenn bei einem selbständig rhythmisch schlagenden Herzen durch künstliche Reizung während der Diastole eine solche „Extrakontraktion" erzeugt wird, so ist die auf die Extrakontraktion folgende Pause bis zum Beginn der nächsten selbständigen Kontraktion länger als die gewöhnliche Pause zwischen zwei selbständigen Kontraktionen. Die verlängerte Pause wird kompensatorische Pause genannt; an ihr sind jedoch bloß die Vorhöfe und die Ventrikel beteiligt, nicht die Einmündungsstellen der Venen, von denen die Kontraktion ausgeht.

Die physiologischen Kontraktionen des Herzmuskels sind einzelne Zuckungen, die aufeinander in bestimmtem Rhythmus folgen. Systole nennt man den Vorgang der Zusammenziehung, Diastole den darauf folgenden Vorgang der Erschlaffung des Herzmuskels.

Die Kontraktion des Herzens beginnt an der Einmündungsstelle der Venen in den Vorhof und geht von da zunächst auf die Vorhofwand, dann auf die Ventrikelwand über. Vom Beginn einer Herzkontraktion bis zur nächstfolgenden vergeht eine Zeit von 0.86 Sek.; davon entfallen:

1. 0,16 Sek. auf die Vorhofkontraktion, während der die Kammern noch in Ruhe sind;

2. 0,3 Sek. auf die Kammerkontraktion, während der die Vorhöfe wieder erschlafft sind;

3. 0,4 Sek. auf die Pause, in der sowohl die Kammern als auch noch die Vorhöfe in Ruhe sind.

Die Zahl der Herzkontraktionen in einer Minute beträgt beim Erwachsenen im Mittel 70, bei Kindern mehr, im ersten Lebens-

jahr 130; sie wird vergrößert durch Temperaturerhöhung (Fieber), Muskelanstrengung, nach Nahrungsaufnahme und hängt auch von Gemütsbewegungen ab.

Die Kontraktion der Ventrikel- resp. Vorhofwand erfolgt nicht an allen Punkten gleichzeitig, sondern breitet sich im Herzmuskel aus, wie die Kontraktionswelle in der Faser des Skelettmuskels. Bewiesen wird dies durch die Tatsache, daß die elektrischen Phänomene der Erregung des Herzmuskels nicht an allen Punkten gleichzeitig auftreten, so daß es gelingt, Aktionsströme des Herzens, gerade so wie beim quergestreiften Skelettmuskel nachzuweisen (siehe Kapitel XIV). Aus den elektrischen Phänomenen ist zugleich zu entnehmen, daß die Herzkontraktion einer Zuckung und nicht einem kurzen Tetanus entspricht.

Die Kurve, die den Verlauf des Aktionsstromes des Herzens angibt, heißt Elektrokardiogramm. Aus dem Elektrokardiogramm des Menschen ist noch zu schließen, daß an der Kammerbasis der Muskel noch in Erregung ist, wenn die Spitze schon wieder in Ruhe ist.

Die Erregung des Herzmuskels erfolgt automatisch, d. h. der physiologische Reiz, der das Herz zu rhythmischer Tätigkeit anregt, liegt in ihm selbst, denn das Herz schlägt sogar noch einige Zeit weiter, wenn es aus dem Körper ausgeschnitten wird. Ueber die Natur dieses Reizes ist aber nichts bekannt.

Wahrscheinlich wird der Herzmuskel direkt durch den normalen Reiz erregt und nicht indirekt durch Vermittlung der Ganglienzellen und Nervenfasern, die in der Herzwand liegen. Auch die Erregungsleitung durch das Herz hindurch geschieht wahrscheinlich nur im Muskel, nicht in nervösen Gebilden.

Beim Säugetierherzen liegen Ganglienzellenhaufen in der Atrioventrikulargrenze, in der Vorhofscheidewand und nahe der Einmündung der oberen Hohlvenen in den Vorhof; ihre Funktion ist nicht bekannt.

Das embryonale Herz hat keine Ganglienzellen und schlägt doch rhythmisch; hier liegt die Ursache der rhythmischen Tätigkeit also sicher im Muskel selbst.

Ueber den Einfluß des Centralnervensystems auf das Herz siehe S. 62.

3. Blutbewegung im Herzen.

a) In der Kammer:

Durch die Kammersystole werden die Hohlräume der Kammern verkleinert, das darin befindliche Blut wird ausgepreßt in die Aorta und die Pulmonalarterie. Ganz entleeren sich die Kammern bei der Systole nicht, da auch bei stärkster Kontraktion die Herzhöhlen nicht vollständig verschwinden.

Die Atrioventrikularklappen, welche während der Ventrikelruhe im Blute flottieren, werden durch die Kammersystole geschlossen, so daß das Blut nicht in die Vorhöfe zurückfließen kann. Wird nämlich durch die Systole der Druck in der Kammer erhöht, so

staut sich das Blut hinter den Klappen und drückt sie mit ihren Flächen gegeneinander, so daß ein vollständiger Verschluß entsteht. Die Klappen stülpen sich nicht in den Vorhof um, weil sie durch die Papillarmuskeln, die sich mit der Ventrikelwand gleichzeitig kontrahieren, festgehalten werden.

Der Klappenschluß scheint so schnell auf den Beginn der Systole zu folgen, daß gar kein Blut in den Vorhof zurückfließen kann.

Während der Kammerdiastole fließt das Blut nicht aus den Arterien zurück, weil es sich in den Taschen der Semilunarklappen staut und dadurch diese mit ihren Flächen aneinanderdrückt und schließt. Der Druck in der Kammer wird bei der Diastole geringer als im Vorhof, so daß jetzt das Blut aus dem Vorhof in die Kammer strömt, nachdem es die Atrioventrikularklappen geöffnet hat.

Wesentlich unterstützt wird der Klappenschluß durch die Zusammenziehung der Kammerbasis und die dadurch bedingte Verengerung der Herzöffnungen.

b) In den Vorhöfen:

Die Kontraktion der Vorhöfe dient hauptsächlich dazu, die Strömung in den großen Venen gleichmäßig zu gestalten. Während der Kammersystole, wo kein Blut aus dem Vorhof in die Kammer treten kann, ergießt sich das Blut aus den Venen in den sich erweiternden Vorhof ohne Stauung weiter. Wenn das Blut dann während der Kammerruhe in den Ventrikel strömt, paßt sich der Vorhof der Verminderung seines Inhaltes durch Verengerung seines Lumens an.

4. Der Druck im Herzen.

Zur Bestimmung des Drucks bei Tieren schiebt man lange Kanülen entweder von einer großen Halsvene aus bis in den rechten Vorhof, resp. Ventrikel, oder von einer Carotis aus bis in die linke Kammer vor, und verbindet die Kanüle außen mit einer druckmessenden Vorrichtung (Quecksilber- oder Federmanometer). Als Maß des Drucks wird dessen Ueberschuß über den Atmosphärendruck in Millimetern Quecksilber angegeben.

In den Kammern steigt der Druck während der Systole erst steil, dann langsamer an, und zwar links auf etwa 200, rechts auf 60 mm Hg. In der Diastole sinkt er dann schnell und wird sogar einige mm Hg negativ; hierauf steigt er ein wenig, schon ehe die folgende Systole beginnt, entsprechend der Anfüllung des erschlafften Ventrikels mit Blut.

Anspannungs- oder erste Verschlußzeit heißt die Zeit vom Beginn der Kammersystole (resp. Schluß der Atrioventrikularklappen) bis zur Eröffnung der Semilunarklappen; sie beträgt 0,05—0,1 Sek. Man kann sie bei Tieren bestimmen dadurch, daß man den Druck in der linken Kammer und der Aorta gleichzeitig registriert, weil die Semilunarklappen in dem Moment sich öffnen, wo der Kammerdruck größer als der Aortendruck wird. Beim Menschen hat man die Verschlußzeit aus dem Vergleich der Spitzenstoß- und Pulskurve ermittelt.

Austreibungszeit ist die Zeit von der Eröffnung bis zum darauf folgenden Schluß der Semilunarklappen, während der der Kammerdruck größer als der Aortendruck ist; sie beträgt 0,18—0,20 Sek.

Entspannungs- oder zweite Verschlußzeit ist die Zeit vom Schluß der Semilunarklappen bis zur Oeffnung der Atrioventrikularklappen, sie beträgt etwa 0,1 Sek.

Anfüllungszeit ist die Zeit von der Oeffnung bis zum darauffolgenden Schluß der Atrioventrikularklappen, sie beträgt etwa 0,3 Sek.

In den Vorhöfen sind die Druckschwankungen bedeutend kleiner als in der Kammer; bei der Vorhofsystole steigt der Druck auf höchstens 20 mm Hg.

5. Die Herztöne

sind durch die Herzkontraktion bedingte Töne, die man an der Brustwand über dem Herzen hört.

Der erste Herzton entsteht bei der Ventrikelsystole, er ist dumpf, hält so lange an wie die Systole und ist über dem Ventrikel am stärksten zu hören. Er beruht auf dem Muskelton (siehe Kapitel XIV), sowie auf Schwingungen der Atrioventrikularklappen, die durch die plötzliche systolische Anspannung hervorgebracht werden; der Muskelton ist auch am blutleeren Herzen zu hören.

Der zweite Herzton ist kurz, hell, am lautesten über der Aorta zu hören; er beruht auf Schwingungen der Semilunarklappen, die durch die plötzliche Anspannung der Klappen beim Schluß hervorgebracht werden.

6. Der Herzstoss

oder Spitzenstoß ist ein synchron der Herzkontraktion erfolgender Vorstoß einer Stelle im 4. oder 5. Interkostalraum links, etwa drei Finger breit vom Brustbeinrand entfernt; er kommt hauptsächlich dadurch zu stande, daß der stark gespannte kontrahierte Herzmuskel an dieser Stelle die Weichteile des Interkostalraumes etwas vordrängt, während bei erschlafftem nachgiebigem Herzen diese Weichteile durch den äußeren Luftdruck etwas eingedrückt werden.

Andere Momente, die beim Entstehen des Herzstoßes im Spiele sein sollen, sind: Die Aufrichtung der Herzspitze nach oben bei der Systole, der Rückstoß des Herzens nach vorn unten bei der systolischen Austreibung

des Blutes nach hinten oben, die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme, an denen das Herz hängt, und die Aufwindung der spiraligen Drehung der Arterienstämme.

Setzt man auf die Stelle des Herzstoßes eine Pelotte auf, die durch den Herzstoß bewegt wird und deren Bewegung übertragen wird auf einen Zeichenhebel, so zeichnet der Hebel eine Kurve, Kardiogramm genannt. Das Kardiogramm hat Aehnlichkeit mit der Druckkurve des Herzens, weil es im wesentlichen bedingt ist durch die Anspannung des Herzmuskels; beide Kurven sind aber nicht ganz identisch, weil das Kardiogramm eine kombinierte Druck- und Volumkurve darstellt.

7. Arbeit des Herzens.

Die Arbeit, die das Herz bei einer Kontraktion leistet, ist gleich dem Produkt der bewegten Last und der Druckhöhe, auf die die Last gedrückt wird. Die bewegte Last ist das Gewicht des Blutvolums, das bei einer Systole aus dem Herzen ausgetrieben wird, oder des Schlagvolums: es beträgt etwa 66 cm^3, sein Gewicht rund 0,07 kg. Die Druckhöhe ist gleich dem Blutdruck in der Aorta, resp. Pulmonalarterie. In der Aorta ist der Druck etwa 150 mm Quecksilbersäule, d. s. rund 2 m Blutsäule, in der Pulmonalarterie etwa ein Drittel des Aortendrucks. In einer Systole leistet der linke Ventrikel daher eine Arbeit von 0,07 . 2, d. s. 0,14 Kilogrammeter, der rechte 0,047. Im ganzen leistet das Herz in 24 Stunden rund 18000 Kilogrammeter Arbeit.

Das Schlagvolum wird übrigens von manchen Autoren größer angegeben (bis zu 180 cm^3), und dementsprechend auch die Arbeitsleistung.

Nicht eingerechnet ist hier die Arbeit, die das Herz dadurch leistet, daß es dem ausgetriebenen Blute eine gewisse Bewegungsgeschwindigkeit (rund 0,3 m Wegstrecke pro Sekunde), also lebendige Kraft erteilt. Diese Arbeit ist jedoch sehr klein gegenüber der Arbeit, die zur Ueberwindung des Blutdrucks geleistet werden muß; sie beträgt noch nicht 1% der letzteren.

§ 3. Blutbewegung in den Gefässen.

1. Blutdruck in den Gefässen.

Der Blutdruck ist der in den Gefäßen herrschende Flüssigkeitsdruck des Blutes auf die Gefäßwand, der die Spannung der Gefäßwand bewirkt.

Der Blutdruck wird an größeren Gefäßen von Tieren gemessen durch Einbinden von Kanülen in die Gefäße, die man dann mit einem registrierenden Manometer verbindet. Beim Menschen kann auch ohne operativen Eingriff der Blutdruck in manchen Gefäßen bestimmt werden; er ist gleich dem Druck, der nötig ist, um das betreffende Gefäß eben zusammenzudrücken. Bei Arterien wird die Kompression daran erkannt, daß der Puls peripher von der gedrückten Stelle verschwindet. In Kapillaren bestimmt man den Druck, indem man ein Glasplättchen auf eine

durch Kapillaren gerötete Hautstelle drückt, bis die Hautstelle unter dem Glase gerade blaß wird.

Der Blutdruck ist in verschiedenen Gefäßbezirken verschieden groß. Die Druckdifferenzen werden durch die Herztätigkeit geschaffen; sie sind die Ursache der Blutbewegung. Jedes Blutteilchen wird getrieben von dem Orte höheren Drucks zu dem Orte niedrigeren Drucks.

Der Blutdruck nimmt auf dem Wege von der Aorta, resp. Pulmonalarterie durch die Arterien, Kapillaren, Venen bis zum Herzen stetig ab. Das Blut muß daher in dieser Richtung fließen. Durch die Blutbewegung wird indes in der Norm die Druckdifferenz niemals ganz beseitigt, weil vor vollendetem Ausgleich die Druckdifferenz durch die nächste Kammersystole wieder verstärkt wird.

In der Aorta schwankt der Blutdruck um einen Mittelwert von etwa 150 mm Hg, in den größeren Arterien um 110—120 mm, in den Kapillaren beträgt er 24—54 mm, in den Venen nur wenige Millimeter; ja in den großen Venen im Thorax und in der Nähe des Thorax kann er sogar einige Millimeter negativ werden, d. h. kleiner als der Atmosphärendruck, so daß beim Anschneiden dieser Gefäße kein Blut aus den Gefäßen ausfließt, sondern Luft in die Gefäße eindringt. Die Ursache des negativen Drucks in den Venen ist in dem negativen Druck zu suchen, der im Thoraxraum herrscht und der durch die Inspiration verstärkt wird (siehe Kapitel V).

In der Lungenarterie beträgt der Blutdruck etwa 50 mm Hg.

Der Blutdruck in den Arterien zeigt periodische Schwankungen, die durch die Herztätigkeit bewirkt sind und die man **Puls** nennt. Jedesmal nämlich, wenn durch die Kammersystole Blut plötzlich in die Aorta und Pulmonalarterie gepreßt wird, entsteht dort eine plötzliche Zunahme, danach infolge des Ausströmens des Blutes nach den Kapillaren hin eine langsamere Abnahme des Drucks. Diese periodische Druckschwankung pflanzt sich als **Welle** durch das ganze arterielle System fort.

Die pulsatorischen Druckschwankungen sind am größten in der Aorta, wo sie die Hälfte des mittleren Drucks betragen können: sie werden kleiner in den peripherwärts gelegenen Arterien. In den Kapillaren und Venen ist der Puls normalerweise nicht mehr zu erkennen.

Die Geschwindigkeit der Fortleitung der Pulswelle (nicht zu verwechseln mit der Blutbewegungsgeschwindigkeit) kann bestimmt werden, wenn man die Zeit bestimmt, die vom Beginn des Spitzenstoßes bis zum Auftreten des Pulses in einer peripheren Arterie vergeht. Sie beträgt etwa 6 m in 1 Sek.; sie ist umso größer, je größer die Wanddicke und die

Elasticität der Arterien, je kleiner ihr Durchmesser ist, und sie hängt auch von der Beschaffenheit der zu bewegenden Flüssigkeit ab.

Die Länge der Pulswelle beträgt etwa 1,5 m.

Setzt man auf eine Arterie einen Fühlhebel auf, der durch die pulsierende Arterie bewegt wird und dessen Bewegungen in irgend einer Weise auf einen die Bewegung vergrößernden Schreibhebel übertragen werden, so zeichnet der Schreibhebel eine Kurve, Pulskurve oder Sphygmogramm, die genauere Auskunft über den Verlauf des Pulses gibt. Apparate zur Aufzeichnung des Pulses heißen Sphygmographen.

Die Pulskurve (Fig. 1) steigt erst steil an und sinkt dann langsamer zur Abscissenachse zurück. Im absteigenden Schenkel kommt regelmäßig eine kleine Erhebung vor, die **Dikrotismus** heißt. Oft zeigen sich im absteigenden Schenkel noch einige kleinere Zäckchen.

Fig. 1. Pulskurve der Arteria radialis.

Reflexionen der Pulswelle an verschiedenen Stellen des arteriellen Systems sollen die Ursachen dieser Erscheinungen sein.

Der Blutdruck zeigt ferner periodische Schwankungen, die synchron den Atembewegungen sind; er sinkt bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Dies ist hauptsächlich dadurch bedingt, daß bei der Inspiration der Druck im Thoraxinneren, mithin auch in den im Thorax gelegenen Gefäßen sinkt, bei der Exspiration steigt. Bei der Inspiration füllen sich die Gefäße in der Brusthöhle daher mehr mit Blut, als bei der Exspiration.

Im übrigen hängen die Größe des Blutdrucks und seine pulsatorischen Schwankungen ab von dem Füllungszustand des Gefäßsystems, vom Tonus der Gefäßmuskulatur und von der Zahl und Stärke der Herzkontraktionen.

2. Geschwindigkeit der Blutbewegung.

Das Blut strömt in den Arterien, entsprechend dem stoßweisen Eintreten des Blutes in die Aorta, mit periodisch beschleunigter Geschwindigkeit, in den Kapillaren und Venen dagegen gleichmäßig. Der Uebergang der stoßweisen Bewegung des Blutes der Arterien in die gleichmäßige Bewegung in den Kapillaren ist bedingt durch die Dehnbarkeit und Elasticität der Arterienwände. In Gefäßen mit starrer Wand müßte jede Systole die ganze Blutsäule vor dem aus dem Herzen ausgepreßten Blute herschieben. In Gefäßen mit dehnbarer, elastischer Wand wird die Triebkraft der Systole nicht sofort und unmittelbar in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern erst in verstärkte Spannung der elastischen Wand, und die

so aufgespeicherte Triebkraft setzt sich dann allmählich in Strömungsarbeit um. Dadurch wird der Strom zu einem kontinuierlichen.

Die Umsetzung der stoßweisen Bewegung in eine kontinuierliche geschieht also nach demselben Principe, nach dem durch die komprimierte Luft im Windkessel der Feuerspritze das periodisch in die Spritze eintretende Wasser in kontinuierlichem Strahle ausgepreßt wird.

Die Strömungsgeschwindigkeit nimmt auf dem Wege von den Arterien zu den Kapillaren ab, von den Kapillaren zu den Venen wieder zu. In großen Arterien beträgt sie 200—400 mm in 1 Sek.: in den Kapillaren 0,6—0,8 mm, in den großen Venen ist sie nur wenig geringer als in den Arterien.

Ursache dieser Unterschiede ist die verschiedene Größe des Gesamtquerschnitts der einzelnen Gefäßbezirke. Durch jeden Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems müssen in gleichen Zeiten gleiche Flüssigkeitsmengen gehen, damit der Strom stationär ist und das Blut sich nicht an einer Stelle staut. Nun ist der Querschnitt der Aorta und der der großen Venen viel kleiner als der Gesamtquerschnitt sämtlicher Kapillaren. Da die Geschwindigkeit gleich dem in einer Sekunde durchgeflossenen Volum dividiert durch den Querschnitt ist, so ergibt sich, daß die Geschwindigkeit in den Arterien und Venen größer sein muß als in den Kapillaren.

Man bestimmt die Geschwindigkeit in größeren Gefäßen von Tieren dadurch, daß man das Gefäß durchschneidet und zwischen die beiden Schnittenden eine hinreichend weite Röhre einschaltet, deren Inhalt genau bestimmt ist. Das Blut muß nun durch die Röhre fließen, um von dem einen Schnittende zum anderen hin zu kommen. Man bestimmt die Zeit, die vergeht, vom Eintritt des Blutes in die Röhre bis zum Austritt aus derselben. Die Röhre wird vor dem Versuch gefüllt mit einer indifferenten Flüssigkeit, die von dem eintretenden Blute in das Gefäßsystem hinein verdrängt wird. Nach diesem Principe ist gebaut das Hämodromometer von Volkmann, ähnlich, wenn auch komplicierter, die Stromuhr von Ludwig.

In den Kapillaren kann man bei mikroskopischer Beobachtung (z. B. der Froschschwimmhaut) direkt die Wegstrecke messen, durch die ein Blutkörperchen in bestimmter Zeit hindurchgeht.

Die pulsatorischen Aenderungen der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Arterien lassen sich untersuchen mittels des Plethysmographen, eines Apparates, der die pulsatorische Volumänderung einer Extremität registriert. Die Volumänderungen müssen bedingt sein durch die periodische Verstärkung und Verminderung des Blutzuflusses durch die Arterien in die Extremität, weil der Blutabfluß durch die Venen gleichmäßig vor sich geht.

Dauer des Blutumlaufes. Zur Bestimmung der kürzesten Zeit, in der ein Blutteilchen die ganze Blutbahn durchläuft, wird Ferrocyankalium in das centrale Ende einer durchschnittenen Vene des Versuchstieres eingespritzt und festgestellt, nach welcher Zeit das Salz durch Blaufärbung mit Eisenchlorid nachzuweisen ist in den Blutproben, die man aus dem peripheren Schnittende der Vene in kurzen Intervallen entnimmt. Das

Salz hat den ganzen Kreislauf vollendet, wenn es aus der Vene wieder austritt.

Bei Hunden ist so die Dauer des Blutumlaufs zu 15. Sek. bestimmt worden, für den Menschen nimmt man 22 Sek. an.

3. Die Widerstände für die Blutbewegung und der Triebkraftverbrauch.

Die bewegende Triebkraft hat bei der Blutbewegung die Widerstände zu überwinden, die durch die Reibung der bewegten Blutteilchen aneinander und durch ihre Adhäsion an der Gefäßwand entstehen. Der Widerstand in einem Gefäße ist umso größer, je kleiner der Querschnitt des Gefäßes ist.

Der Widerstand hat zur Folge, daß in einem Querschnitt eines Blutgefäßes nicht alle Blutteilchen mit gleicher Geschwindigkeit, sondern die in der Mitte gelegenen am schnellsten, die an der Gefäßwand gelegenen sich fast gar nicht bewegen. In dem stärkeren axialen Strom treiben vorwiegend die spezifisch schwereren körperlichen Bestandteile des Blutes, die roten Blutkörperchen, in dem schwächeren Randstrom die spezifisch leichteren Leukocyten.

Die Triebkraft wird hauptsächlich verbraucht für die Ueberwindung der Widerstände; ihr Verbrauch in einer Gefäßstrecke ist umso größer, je größer der überwundene Widerstand ist. Die Größe des Verbrauchs an Triebkraft in einer Gefäßstrecke wird gemessen durch die Größe der Blutdruckabnahme. Die Druckabnahme in der Einheit der Wegstrecke heißt das Gefälle.

In einem gleichmäßig weiten Rohre, das in jedem Querschnitt denselben Widerstand bietet, und in dem die Bewegungsgeschwindigkeit in allen Querschnitten gleich groß ist, ist die Druckabnahme proportional der durchflossenen Strecke, das Gefälle also überall gleich.

Strömt Flüssigkeit durch ein ungleichmäßig weites Rohr, so ist das Gefälle an den weiten Stellen kleiner als an den engen, weil an den weiten Stellen der Widerstand kleiner ist.

Das größte Gefälle, mithin der größte Verbrauch an Triebkraft im Gefäßsystem, befindet sich in den kleinsten Arterien und Kapillaren, wo der Reibungswiderstand besonders groß ist. In den großen Arterien und in den Venen ist das Gefälle kleiner.

4. Venenklappen.

In den Venen wird die Blutbewegung gefördert durch Kompression von außen her, was z. B. bei der Kontraktion umgebender Muskeln geschieht; dabei wird eine rückläufige Bewegung des Blutes verhindert durch Klappen, die den Semilunarklappen ähnlich gebaut

sind und den Durchtritt des Blutes nur in der Richtung zum Herzen hin gestatten.

§ 4. Innervation der Kreislauforgane.

Der Einfluß des Centralnervensystems auf die Kreislauforgane (Herz und Gefäßmuskeln) dient dazu, die Gesamtstromstärke und die Verteilung des Blutstromes in den einzelnen Körperteilen den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen. Es geschieht dies durch Veränderung der Zahl und Stärke der Herzschläge und durch Veränderung des Tonus der Gefäßmuskeln, besonders der Arterien.

1. **Innervation des Herzens** (siehe auch S. 54).

a) Die Herzhemmungsnerven sind die beiden Vagi, welche Fasern zum Plexus cardiacus abgeben. Durchschneiden der Vagi bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz. Die Vagusfasern für das Herz sind demnach tonisch erregt. Reizung des peripheren Stumpfes eines durchschnittenen Vagus bewirkt je nach der Stärke des Reizes Verminderung der Schlagzahl und -stärke oder gar einen allerdings kurz dauernden vollständigen Stillstand des Herzens in Diastole. Auch der Ablauf der Kontraktionswelle wird verzögert. Wie die Wirkung des Vagus auf den Herzmuskel zu stande kommt, ist nicht bekannt.

Nach Vagusdurchschneidung sind pathologisch-anatomische Veränderungen des Herzmuskels (Atrophie und Degenerationen) beobachtet worden.

Das Centrum der Herzhemmungsnerven liegt im Vaguskern des verlängerten Marks. Seine Erregung wird verstärkt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, ferner durch Blutdrucksteigerung. Seine Erregung kann auch indirekt verändert werden durch Reize, die ihm auf Nervenbahnen aus dem Großhirn oder durch reflektorisch wirksame centripetale Nerven (z. B. den Nervus depressor, siehe S. 64) zugeleitet werden.

So hängt der Grad seiner Erregung ab von psychischen Einflüssen (Herzklopfen!). Reflektorischer Herzstillstand kommt z. B. zu stande, wenn man bei einem Frosch die sensiblen Nerven der Baucheingeweide durch Klopfen auf den Bauch reizt (Goltzscher Klopfversuch).

Atropin und Curare in großen Dosen heben die Vaguswirkung auf das Herz auf, Muscarin und Nikotin erregen die Vagusendigungen im Herzen. Die Wirkung des Atropins wird durch Muscarin aufgehoben, die Wirkung des Curare durch Nikotin. Digitalin wirkt erregend sowohl auf die Endigungen des Vagus im Herzen als auch auf das Centrum im verlängerten Mark.

b) Die Herzbeschleunigungsnerven sind die Nervi accelerantes, die aus dem ersten Brustganglion und den Halsganglien des Sympathicus zum Plexus cardiacus gehen. Ihre Reizung bewirkt Zunahme der Frequenz und Stärke der Herzschläge.

Man vermutet, daß ihr Centrum auch im verlängerten Mark liegt; dasselbe soll ebenfalls tonisch erregt sein. Direkte elektrische Reizung des verlängerten Marks hat Beschleunigung der Pulsfrequenz zur Folge, falls zuvor, um die Wirkung der Herzhemmungsfasern auszuschalten, die Vagi durchschnitten sind.

2. **Innervation der Gefässe.**

Die Gefäßmuskeln (glatte Muskeln) sind am stärksten entwickelt in den Arterienwänden, schwächer in den Venen. Die Kapillaren sind auch kontraktil. Die nervösen Elemente für die Gefäßmuskulatur liegen teils in der Gefäßwand selbst (Ganglienzellen, Nervengeflechte), teils treten sie als Gefäßnerven von außen an sie heran. Es gibt gefäßverengernde und gefäßerweiternde Nerven.

a) Die gefäßverengernden vasomotorischen oder vasokonstriktorischen Nerven haben ihr Centrum in der Medulla oblongata vom oberen Teile des 4. Ventrikels bis unterhalb des Calamus scriptorius auf beiden Seiten; vom Centrum aus gehen Nervenfasern im Rückenmark abwärts und treten mit Nervenzellen des Rückenmarkgraus in Verbindung; von da gehen die Fasern durch die vorderen Wurzeln und die Rami viscerales in den Sympathicus. Die Sympathicusfasern gehen getrennt für sich (z. B. Splanchnicus) oder mit anderen peripheren Nerven (z. B. dem Trigeminus, Ischiadicus) zu den Gefäßen. Einzelne vasomotorische Wurzelfasern (z. B. aus den Wurzeln der unteren Lumbal- und der Sakralnerven) gehen auch direkt zu den Gefäßen, ohne erst in den Sympathicus einzutreten. Die vasomotorischen Nerven stehen wahrscheinlich nicht in direkter Verbindung mit den Muskelfasern, sondern treten erst in Ganglienzellen der Gefäßwände ein, von denen aus dann motorische Fasern zu den Muskeln gehen.

Die Gefäße der Schädelhöhle sollen keine Gefäßnerven haben.

Das Centrum der Vasomotoren ist tonisch erregt, denn Durchschneiden eines vasomotorischen Nerven bewirkt eine Erweiterung der von dem Nerven innervierten Gefäße.

Durchschneidet man das Rückenmark, so tritt Erweiterung der von den durchschnittenen Vasomotoren versorgten Gefäße ein; nach einiger Zeit stellt sich aber der Tonus wieder her, offenbar weil die

von den vasomotorischen Bahnen durchsetzten Rückenmarkszellen die Funktion des Centrums übernommen haben. Auch nach Durchschneidung peripherer vasomotorischer Nerven tritt der Tonus nach einiger Zeit wieder auf, indem die Ganglienzellen der Gefäßwände die Rolle des Centrums übernehmen.

Das Centrum der Vasomotoren wird in seiner Erregung beeinflußt:

1. direkt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, welche die Erregung verstärken. Daher wirkt, wie beim Herzhemmungscentrum, die Erstickung erregend;

2. durch Reize, die auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Psychische Vorgänge können die Erregung des Centrums verstärken oder schwächen (Angstblässe, Schamröte!).

b) die Erregung kann durch periphere centripetale Nerven beeinflußt werden. Man unterscheidet die reflektorisch wirksamen centripetalen Nerven in:

α) pressorische Nerven, d. s. centripetale Nerven, die eine stärkere Erregung des Centrums, mithin reflektorisch eine Gefäßverengerung und dadurch Blutdrucksteigerung (Pression!) bewirken.

β) Depressorische Nerven, d. s. centripetale Nerven, die die Erregung des Centrums und so reflektorisch den Blutdruck herabsetzen.

Pressorische Nerven sind z. B. im Trigeminus, Laryngeus superior und inferior enthalten. Ein depressorischer Nerv ist der beim Kaninchen entdeckte „Nervus depressor", der vom Herzen zum Vagus und von da in das verlängerte Mark führt und dessen Erregung Sinken des Blutdrucks und gleichzeitig Herabsetzung der Pulsfrequenz bewirkt.

b) Die gefäßerweiternden vasodilatatorischen Nerven bewirken Gefäßerweiterung durch Herabsetzung des Tonus der Gefäßmuskulatur.

Beispiele vasodilatatorischer Nerven:

1. In der Chorda tympani verlaufen Fasern zur Submaxillarspeicheldrüse, deren Reizung Erweiterung der Gefäße der Drüse bewirkt.

2. Reizung der Nervi erigentes (Fasern die aus dem Plexus sacralis zum Plexus hypogastricus und von da zum Penis gehen) bewirken stärkere Blutfülle des Penis und dadurch die Erektion.

Im übrigen verlaufen die Vasodilatatoren meist mit den Vasokonstriktoren zusammen. Man kann sie aber auch in diesem Falle

getrennt nachweisen, weil die beiden Arten von Nerven verschiedene Erregbarkeit besitzen. Die Dilatatoren sind schon durch schwache elektrische Ströme und geringe Reizfrequenz erregbar, die Konstriktoren beanspruchen eine größere Stromstärke und Reizfrequenz.

Nach Durchschneidung der Nerven behalten die Dilatatoren ihre Erregbarkeit viel länger, bevor sie absterben und degenerieren, als die Konstriktoren.

Ueber die Art, wie die gefäßerweiternden Nerven den Tonus der Muskulatur herabsetzen, ist nichts bekannt.

Man nimmt an, daß das Centrum der Vasodilatatoren in der Medulla oblongata liegt.

Die Gefäßinnervation dient zur Regulation der Blutverteilung in den einzelnen Teilen des Körpers. Die Blutverteilung ist, soweit sie nicht von rein mechanischen Bedingungen abhängt, so durch den Gefäßmuskeltonus geregelt, daß jeder Körperteil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge enthält, die er nötig hat. Die Gefäße eines Körperteils sind umso weiter, der Blutgehalt umso größer, je tätiger der Körperteil ist. Gleichzeitig mit der Erweiterung in einem tätigen Körperteil geht eine Verengerung in den ruhenden Teilen einher.

In der Ruhe enthalten die Bauch- und Brustgefäße mehr als die Hälfte der ganzen Blutmenge. Während der Verdauung ist die Blutfülle der Baucheingeweide größer als in Nüchternheit. Bei Arbeitsleistung füllen sich die Blutgefäße der arbeitenden Muskeln stärker mit Blut, als in der Ruhe; gleichzeitig werden die vom Splanchnicus innervierten Bauchgefäße verengt.

In den Nebennieren werden Substanzen gebildet, die durch direkte Einwirkung auf die Muskelfasern den Gefäßmuskeltonus steigern oder herabsetzen (siehe Kapitel XI).

Kleinere Blutverluste werden kompensiert durch allgemeine Verengerung der Gefäße. Für sehr große Blutverluste über die Hälfte der Blutmenge reicht aber diese Kompensation nicht mehr aus; es kommt zu starkem Sinken des Blutdrucks, mangelhaftem Klappenschluß und damit zum Stillstand der Blutbewegung. Der Verblutungstod erfolgt in solchen Fällen nicht wegen Mangel an irgend einem Bestandteil des Blutes, z. B. an Hämoglobin, sondern nur wegen ungenügender Füllung der Gefäße und der damit verbundenen Kreislaufstörung. Ersetzt man das verlorene Blut durch eine indifferente Flüssigkeit (0,9 % Kochsalzlösung, **Transfusion**), so stellt sich die Blutbewegung wieder her. Bei Verlusten aber von mehr als zwei Drittel der Blutmenge reicht das noch vorhandene

Hämoglobin zur Unterhaltung der Atmung nicht mehr aus, es tritt der Tod trotz Wiederherstellung der Cirkulation wegen Sauerstoffmangel ein. Hier kann nur Transfusion von Menschenblut lebensrettend wirken. Tierblut ist wegen der globuliciden Eigenschaft des Serum dazu nicht geeignet.

Kapitel V. Atembewegungen.

Die Atembewegungen haben den Zweck, durch abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Lungen Luft in die Lungenalveolen einzusaugen und nach dem Gasaustausch mit dem Lungenkapillarblut wieder auszustoßen.

§ 1. Die Gestaltveränderung der Brusthöhle und der Lungen.

Die Atembewegungen bestehen in abwechselnder Erweiterung (Inspiration) und Wiederverengerung (Exspiration) der Brusthöhle in allen Richtungen.

1. Die Erweiterung der Brusthöhle in senkrechter Richtung geschieht durch Kontraktion des Zwerchfells, das nach unten rückt durch Abflachung seiner Wölbung. An dieser Abwärtsbewegung beteiligen sich hauptsächlich die muskulösen Teile, weniger die sehnige Kuppe des Zwerchfells. Die peripheren Teile des Zwerchfells, die in Exspirationsstellung der Brustwand anliegen, heben sich bei Inspiration von der Wand ab. Bei der Exspiration drängen die Baucheingeweide das Zwerchfell wieder in die Brusthöhle zurück.

2. Die Erweiterung der Brusthöhle in den horizontalen Richtungen geschieht durch die Erhebung der Rippen.

Jede Rippe ist gelenkig verbunden mit der Wirbelsäule an zwei Stellen:

1. durch ihr Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern.
2. durch ihr Tuberculum mit dem Querfortsatze eines Wirbels.

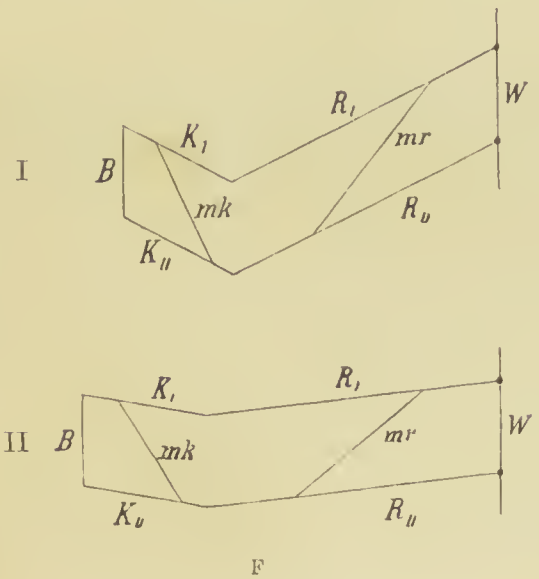
Die Achse, um die sich die Rippe dreht, geht durch ihren Hals, also ungefähr horizontal von vorne innen nach hinten außen.

Die Rippen sind nach vorne abwärts geneigt. Durch ihre Erhebung wird der Grad dieser Neigung vermindert. Dabei wird der horizontale Querschnitt der Brusthöhle sowohl in sagittaler als in transversaler Richtung vergrößert, weil der horizontale Abstand des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule zunimmt und die Seitenteile der Rippe weiter nach außen rücken. Zugleich mit den Rippen wird das Brustbein gehoben und vorwärts bewegt. Die Erhebung der Rippen und des Brustbeins ist verbunden

mit Verbiegungen der Rippenknorpel. Dabei wird der nach oben konkave Winkel, den die Rippenknorpel bilden, vergrößert.

Die Rippenhebung bei ruhiger Atmung geschieht durch die Musculi intercostales externi und intercartilaginei.

Die Fasern der Intercostales externi gehen zwischen je zwei Rippen von oben hinten nach unten vorn. Die Insertionspunkte einer Faser nähern sich einander nur dann, wenn gleichzeitig beide Rippen, an denen die Faser inseriert, gehoben werden; Kontraktion der Faser bewirkt Hebung beider Rippen, weil dadurch die untere von den beiden Rippen an einem längeren Hebelarm aufwärts, als die obere abwärts gezogen wird.



F

Die Fasern der Intercartilaginei gehen in der Richtung von oben innen nach unten außen zwischen zwei in demselben Sinne wie die Fasern geneigten Rippenknorpeln. Auch hier nähern sich die Insertionspunkte einer Faser nur bei gleichzeitiger Hebung beider Knorpel. Die Intercartilaginei sind aber bloß für die unteren Rippenknorpel in dieser Weise von Bedeutung.

In dem Schema Fig. 2 bedeute W die Wirbelsäule, B das Brustbein, R_I und R_{II} zwei Rippen mit der Faser mr des Intercostalis externus, K_I und K_{II} zwei Knorpel mit der Faser mk des Intercartilagineus. I ist die Stellung in Exspiration, II in Inspiration. Man sieht, daß mr und mk in II kürzer sind als in I.

Bei angestrengter Inspiration beteiligen sich noch an der Rippenhebung: Scaleni, Levatores costarum, Serratus posticus superior, Sternocleidomastoideus, ferner nach Fixation der Arme, etwa durch Aufstemmen auf einen Tisch: Pectoralis major und minor, Serratus anticus major. Bei angestrengter Inspiration kontrahieren sich auch die Levatores alae nasi, die die Nasenöffnung erweitern, und die Crico-arytaenoidei postici, die die Stimmritze erweitern.

Die exspiratorische Rippensenkung erfolgt dadurch, daß der Brustkorb der Schwerkraft und seiner Elasticität folgend sinkt, sowie durch Kontraktion der Musculi intercostales interni, deren Fasern sich mit denen der externi kreuzen und daher entgegengesetzt wie die externi wirken.

Bei angestrengter Atmung beteiligen sich an der Rippensenkung: Serratus posticus inferior, Latissimus dorsi; ferner die Bauchdeckenmuskeln und der Quadratus lumborum, die nicht nur die Rippen senken, sondern zugleich durch Druck auf die Baucheingeweide die Emporwölbung des Zwerchfells begünstigen.

Der Mann atmet vorwiegend mit dem unteren Teile des Brustkorbs, die Frau mit dem oberen.

Unter normalen Verhältnissen sinkt der intraabdominale Druck etwas bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Nur bei abnormer Füllung des Darms mit Speise, Kot oder Darmgasen steigt der intraabdominale Druck bei der Inspiration und nimmt ab bei der Exspiration.

Die Lungen sind zwei Säcke mit dehnbarer, elastischer Wand, die in die Brusthöhle luftdicht eingesetzt sind, so daß ihre Außenfläche (Pleura pulmonalis) überall der Innenfläche der Brusthöhlenwand (Pleura costalis) anliegt, ohne mit ihr verwachsen zu sein. Die innere Lungenoberfläche ist sehr vergrößert durch dünne, häutige Vorsprünge, die Alveolenwände. Der Innenraum der Lungensäcke steht durch die Luftwege (Bronchien, Luftröhre, Rachen, Nase) in Kommunikation mit der atmosphärischen Luft.

Der atmosphärische Luftdruck wirkt demnach auf die Innenfläche der Luftsäcke und hält die Außenfläche der dehnbaren Lungenwand gegen die Thoraxwand angedrückt. Nach Thoraxerweiterung dehnt der Luftdruck die Lungensäcke und erweitert sie.

Schon in der Exspirationsstellung des Thorax sind die Lungenwände gespannt. Oeffnet man an einer Leiche die Thoraxwand von außen, so daß Luft in den Pleuraraum eindringen kann, so ziehen sich die Lungen von der Thoraxwand zurück. Verbindet man vor der Eröffnung des Thorax die Luftröhre luftdicht mit einem Manometer, so gibt dasselbe nach Eröffnung des Thorax den Druck an, der durch die Spannung der Lungenwand bewirkt ist. Im Pleuraraum herrscht dementsprechend auch schon bei Exspirationsstellung ein negativer Druck, der etwa 3—5 mm Hg beträgt. Bei gewöhnlicher Inspiration wird dieser Druck um etwa 9 mm vergrößert, bei angestrengter Inspiration um 30—40 mm.

§ 2. Die respiratorischen Druckänderungen der Lungenluft und die Atemgrösse.

Bei der inspiratorischen Erweiterung der Lungen sinkt der Druck der Lungenluft, bei der exspiratorischen Verengerung steigt er. Die inspiratorische Druckverminderung hat zur Folge, daß Luft von außen einströmt, die exspiratorische Drucksteigerung bewirkt, daß Luft nach außen ausgepreßt wird. Die respiratorischen Druckänderungen betragen in beiden Fällen bei ruhiger Atmung 1—3 mm Quecksilbersäule; bei angestrengter Atmung können die Druckschwankungen größer werden.

Die Atemgröße wird dadurch bestimmt, daß man die eingeatmete Luft in ein zur Messung von Luftvolumina eingerichtetes Gasometer (Spirometer) ausatmet oder daß man die einzuatmende oder ausgeatmete Luft durch Gasuhren streichen läßt.

Ein Teil der eingeatmeten Luft kommt bei dem Gasaustausch in den Lungen nicht zur Verwertung, weil er nicht in die Alveolen gelangt, sondern in den Luftwegen (Trachea, Bronchien, Nase) bleibt. Die Größe dieses „schädlichen Raumes" beträgt 100—150 cm^3.

Respirationsluft heißt die bei ruhiger Atmung ein- resp. ausgeatmete Luft; sie beträgt beim erwachsenen Mann 500 cm^3.

Komplementärluft heißt die Luft, die von einer gewöhnlichen Inspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Inspiration eingeatmet werden kann; sie beträgt etwa 2500 cm^3.

Reserveluft heißt die Luft, die von einer gewöhnlichen Exspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Exspiration ausgeatmet werden kann; sie beträgt 1500 cm^3.

Diese Luftvolumina zusammen bilden die vitale Kapacität, 4500 cm^3, d. h. das größtmögliche ein- und auszuatmende Luftvolum.

Residualluft heißt die Luft, die nach tiefster Exspiration noch in der Lunge zurückbleibt; sie dürfte etwa 1200 cm^3 betragen.

Bei normaler Atmung enthalten die Lungen also dauernd wenigstens 2700 cm^3 Luft, mit der sich die Inspirationsluft mischt. Reine atmosphärische Luft ist daher niemals in den Lungen vorhanden.

Die Inspirationsluft wird auf ihrem Wege zu den Lungen durch Wärmeabgabe und Wasserverdunstung von den Schleimhäuten auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasserdampf gesättigt, so daß die Exspirationsluft körperwarm und mit Wasserdampf gesättigt austritt.

Staub, der mit der Inspirationsluft in die Luftwege gelangt, wird durch die Flimmerbewegungen des Schleimhautepithels der Luftwege wieder herausbefördert.

Atmungsgeräusche. Durch die Luftbewegung bei der Atmung entstehen Geräusche, die man an der Brustwand hört. Ueber der Luftröhre und den Bronchien hört man ein dem „ch" ähnliches blasendes Geräusch („bronchiales" Atmen) sowohl bei Inspiration als bei Exspiration. Ueber dem Lungengewebe hört man ein schlürfendes Geräusch („vesikuläres" Atmen), bei der Inspiration stark, bei der Exspiration schwach.

§ 3. Frequenz und Rhythmus der Atembewegungen, Innervation der Atemmuskulatur.

Der Erwachsene führt normal etwa 18 Atemzüge in 1 Minute aus, das Kind mehr (im ersten Lebensjahr im Mittel 44).

Die Atembewegungen erfolgen so, daß auf eine Inspiration sofort die nächste Exspiration folgt. Die Dauer der Inspiration verhält sich zu der der Exspiration etwa wie 10 : 12. Zwischen dem Ende der Exspiration und dem Beginn der nächsten Inspiration liegt in der Regel eine kleine Atempause.

Die motorischen Nerven für die Atemmuskeln verlassen das Rückenmark in den vorderen Wurzeln des Hals- und Brustteils. Es sind der Phrenicus für das Zwerchfell und die Nervi intercostales für die Interkostalmuskeln.

Das Atemcentrum liegt im verlängerten Mark zu beiden Seiten der hinteren Spitze der Rautengrube. Verletzung dieser Stelle hat plötzlichen Tod wegen Atmungsstillstand zur Folge (daher wurde die Stelle Lebensknoten genannt).

Das Centrum besteht aus Inspirations- und Exspirationscentrum, die abwechselnd in Aktion treten; es ist doppelseitig; die Centren beiderseits sind aber durch Kommissurenfasern so verbunden, daß sie immer gleichzeitig erregt werden.

Die Nervenbahnen vom Atemcentrum zu den motorischen Ursprungskernen der Atemnerven verlaufen in den gleichseitigen Seitensträngen des Rückenmarks (Respirationsbündel).

Die Erregung des Atemcentrums
kann direkt und indirekt erfolgen.

1. Direkte Erregung: Die Atembewegungen erfolgen in der Norm unwillkürlich, weil das Atemcentrum fortwährend direkt erregt wird. Seine Erregung ist automatisch, nicht reflektorisch, weil das Centrum auch nach Durchschneidung aller centripetalen Nerven, die Erregungen zuleiten könnten, seine Tätigkeit beibehält.

Der normale Reiz ist Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Das arterielle Blut enthält schon so wenig Sauerstoff und so viel Kohlensäure, daß das Centrum erregt wird. So kommt die normale ruhige Atmung zu stande, die man **Eupnoë** nennt.

Wird das Blut durch einige tiefe Atemzüge stark ausgelüftet, so ist so viel Sauerstoff und so wenig Kohlensäure in ihm, daß das Atemcentrum nicht erregt wird. Es tritt Atemruhe, **Apnoë**, ein.

Die Apnoë beruht allerdings zum Teil auch auf einer durch die Lungenaufblähung bewirkten Erregung centripetaler atemhemmender Vagusfasern (siehe unten), denn sie ist nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung schwieriger zu erhalten.

In Apnoë befindet sich der Embryo im Mutterleibe, weil sein Blut einen genügenden Gasaustausch in der Placenta erfährt. Wird beim Embryo die Cirkulation in der Nabelschnur etwa durch Kompression derselben oder der Gasaustausch in der Placenta durch vorzeitige Lösung der Placenta verhindert, so tritt Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blute ein, die zu vorzeitigen Atembewegungen vor der Geburt führen können.

Wird durch mangelhafte Auslüftung das arterielle Blut sauerstoffärmer und kohlensäurereicher als in der Norm, so wird die Erregung des Centrums verstärkt, die Atemzüge werden tiefer und oft auch häufiger: **Dyspnoë**, Atemnot. Starke anhaltende Dyspnoë führt schließlich zum Tode durch Lähmung des Atemcentrums: Erstickung, **Asphyxie.**

Die normale Erregung des Atemcentrums durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung ist zweckmäßig, weil so die Stärke der Atembewegungen dem Atembedürfnis des Organismus angepaßt wird.

Im tätigen Muskel sollen sich außer Kohlensäure noch andere, ihrer Natur nach unbekannte Stoffe bilden, die in das Blut gelangen und das Atemcentrum erregen.

Manche Autoren geben an, daß die Kohlensäure nicht nur direkt, sondern schon indirekt vom Orte ihrer Entstehung aus die Atmung anrege, dadurch, daß sie an ihrer Bildungsstätte in den Geweben die Endigungen centripetaler Nerven errege, die ihrerseits auf reflektorischem Wege die Atmung verstärken sollen.

Temperaturerhöhung verstärkt die Erregung des Atemcentrums: Wärmedyspnoë (z. B. im Fieber).

2. Indirekte Erregung des Atemcentrums kommt zu stande dadurch, daß dem Centrum Reize auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Vom Großhirn aus durch psychische Einflüsse können Zahl, Tiefe und Rhythmus der Atemzüge verändert werden. Einerseits können wir willkürlich bis zu einem gewissen Grade die Atmung

beeinflussen, anderseits wird die Atmung unwillkürlich beeinflußt durch Gemütsbewegungen (Schreck, Zorn etc.).

b) Reflektorische Veränderungen der Atmung sind z. B. die Exspirationsstöße, die Niesen und Husten heißen und ausgelöst werden, wenn die sensiblen Nerven in der Schleimhaut der Nase (Trigeminus) und des Kehlkopfes (Laryngeus superior) gereizt werden. Außerdem wird durch zahlreiche andere sensible Reize die Atmung reflektorisch beeinflußt.

Die bemerkenswerteste reflektorische Beeinflussung der Atmung wird durch centripetale, in den Lungen endigenden **Vagusfasern** hervorgebracht. Es gibt zweierlei Arten solcher Vagusfasern, nämlich

1. inspirationshemmende oder exspiratorisch wirkende Vagusfasern, deren Endigungen in den Lungen mechanisch gereizt werden durch die Dehnung, die die Lungenwand bei der Inspiration erleidet, und die den Zweck haben, die Inspiration abzukürzen, sobald die für die Einatmung notwendige Lungenerweiterung erreicht ist. Der Nachweis solcher Fasern ergibt sich aus folgenden Tatsachen:

a) Nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung sind die Inspirationen vertieft und verlängert.

b) Bläht man bei einem Tiere die Lungen künstlich durch Einblasen von Luft stark auf, so werden die exspiratorisch wirksamen Vagusfasern dadurch so stark gereizt, daß es zu einem längeren Stillstand der Atmung in Exspirationsstellung kommt.

2. exspirationshemmende oder inspiratorisch wirkende Vagusfasern, deren Endigungen in den Lungen mechanisch gereizt werden durch Zusammenziehung der Lungenwand. Sie werden allerdings noch nicht bei gewöhnlicher Exspiration erregt, sondern erst bei starker Verkleinerung der Lungen, wie sie durch kräftige aktive Exspiration hervorgebracht wird. Diese Fasern schützen die Exspirationsmuskeln in analoger Weise vor unnötiger Anstrengung, wie es die inspirationshemmenden mit den Inspirationsmuskeln tun.

Bei künstlicher Reizung des centralen Stumpfes eines durchschnittenen Vagus erhält man keine konstanten Versuchsergebnisse, weil man die beiden entgegengesetzt wirkenden Faserarten gleichzeitig reizt, und manchmal die Wirkung der einen, manchmal die der anderen überwiegt.

Kapitel VI. Lymphe, Lymphdrüsen, Milz.

§ 1. Die Lymphe.

Aus den Blutkapillaren transsudiert fortwährend Flüssigkeit in die Gewebe, die als Gewebsflüssigkeit die Zellen umspült und den Gewebszellen die Nahrungsstoffe zuführt. Nach Abgabe dieser Stoffe und Aufnahme etwaiger Endprodukte des Stoffwechsels geht die Gewebsflüssigkeit aus den feinsten Gewebsspalten in die Lymphbahnen als Lymphe über, die durch die großen Lymphstämme (Ductus thoracicus, Truncus lymphaticus dexter) in die Blutgefäße zurückfließt; ein Teil der Gewebsflüssigkeit gelangt freilich auch direkt durch die Kapillarwand wieder in das Blut.

Die Lymphe ist eine wasserhelle, salzig schmeckende Flüssigkeit von 1,007—1,043 spec. Gewicht, die spontan nach Austritt aus dem Körper gerinnt. Sie enthält als zellige Elemente die den Leukocyten des Blutes identischen Lymphkörperchen und im Plasma dieselben Substanzen wie das Blutplasma, und zwar auch in ungefähr denselben Mengen außer den Eiweißstoffen, deren Menge in der Lymphe bedeutend kleiner ist als im Blut.

Die Lymphe, die während der Fettverdauung aus den Lymphgefäßen des Darmkanals kommt, enthält das resorbierte Fett in feiner Emulsion und sieht deshalb milchig getrübt aus; sie wird **Chylus** genannt.

Die Menge der Lymphe, die durch den Ductus thoracicus fließt, wird beim Menschen auf 1—2 l täglich geschätzt. Die Menge der in den Organen gebildeten Lymphe ist von deren Tätigkeit abhängig.

Lymphbildung.

Bei der Transsudation der Lymphe aus den Blutkapillaren sind physikalische Vorgänge, Filtration und Diffusion durch die Gefäßwand hindurch, im Spiele. Ob die physikalischen Vorgänge allein die Lymphbildung bewirken, oder ob außerdem auch noch eine besondere Tätigkeit des Kapillarendothels dabei mitwirkt, das die Lymphe gleichsam in die Gewebe hinein secernierte (gerade so, wie vom Drüsenepithel das Drüsensekret erzeugt wird), ist zur Zeit noch unentschieden.

Lymphbewegung.

Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist der Druck, den die in den Lymphbahnen immer nachrückende, in den Geweben ge-

bildete Lymphe ausübt und die den Gewebsturgor erzeugt. Die Bewegung der Lymphe wird unterstützt durch Kompression der Lymphgefäße von seiten der Skelettmuskeln, wobei rückläufige Bewegung durch Klappen verhindert wird. Auch Aspiration durch den negativen Druck des Thorax wirkt fördernd auf die Lymphbewegung.

Der Lymphbewegung dienen bei manchen Tieren noch besondere Lymphherzen.

Die serösen Höhlen (Pleura-, Perikardial-, Peritonealhöhle) können als sehr große Lymphräume angesehen werden; sie enthalten gewöhnlich spärliche Mengen seröser Flüssigkeit, die in ihrer Zusammensetzung der Lymphe gleich ist. Lösliche, in die serösen Höhlen gebrachte Substanzen werden teils durch Blutkapillaren, teils durch die Lymphgefäße resorbiert. Ueber die Kräfte, die diese Resorption bewirken, gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Sicher ist jedoch, daß an dieser Resorption die durch die Respiration bewirkte abwechselnde Erweiterung und Wiederverengerung der Lymphspalten des Zwerchfells und der Pleura beteiligt ist, wobei die Lymphe bald aus den serösen Höhlen in die Lymphspalten aufgesaugt, bald aus den Spalten in die Lymphgefäße weiter befördert wird. Auch fein verteilte feste Substanzen (z. B. Fett, Farbstoffe) können aus den serösen Höhlen auf diese Weise durch die Lymphgefäße resorbiert werden.

§ 2. Die Lymphdrüsen

bestehen aus retikulärem Gewebe, in dessen Maschen sich Zellennester befinden. Hier entstehen die Leukocyten und werden abgegeben an die Lymphe, die aus einem oder mehreren zuführenden Gefäßen in die Maschen eintritt und durch ein abführendes Gefäß wieder austritt.

Außer der Neubildung von Leukocyten haben die Lymphdrüsen noch die Funktion, die durchfließende Lymphe zu filtrieren und unbrauchbar gewordene Lymphzellen sowie schädliche Substanzen, z. B. Bakterien, die mit der Lymphe eintreten, festzuhalten, so daß sie nicht in den allgemeinen Kreislauf gelangen können.

Retikuläres, von Lymphe durchströmtes Gewebe, das zur Neubildung von Leukocyten dient, findet sich übrigens auch sonst noch im Körper, z. B. an manchen Stellen unter den Schleimhäuten (Solitärknötchen, Peyersche Plaques des Darmes).

Auch die **Thymusdrüse** hat denselben Bau und dieselbe Funktion wie die Lymphdrüsen. Sie ist beim Embryo und beim Kinde mächtig entwickelt, entartet aber vom 10. Lebensjahre ab und verschwindet schließlich.

§ 3. Die Milz

besteht aus einem Gerüst, das von den Milztrabekeln gebildet wird und das die Milzpulpa, ein retikuläres Gewebe mit vielen zelligen

Elementen, trägt. An vielen Stellen findet man die Zellen zu Knötchen, den Milzfollikeln, angehäuft. Die Zellen der Pulpa sind teils Leukocyten, teils größere mehrkernige Zellen, teils rote Blutkörperchen, teils solche Zellen, die rote Blutkörperchen in sich aufgenommen haben. Das Blut soll nach den Angaben der meisten Autoren aus den Kapillaren in die Maschen der Pulpa ein- und von da durch die Milzvenen herausfließen.

In der Milzkapsel befinden sich glatte Muskelfasern, von deren Kontraktionszustand die Größe der Milz abhängt. Diese Muskeln vollführen langsame rhythmische Kontraktionen.

In der Milz werden Leukocyten gebildet und an das Blut abgegeben, denn das Milzvenenblut enthält mehr Leukocyten als das arterielle. Dieser Funktion entspricht auch der anatomische Bau der Milz, der mit dem einer Lymphdrüse viele Analogien zeigt. In der Milz werden aber, wie in den Lymphdrüsen, nicht nur weiße Blutkörperchen gebildet, sondern auch zerstört. Hierfür spricht die Tatsache, daß man in der Milz ansehnliche Mengen von Stoffen findet, die aus den Zellkernen zu Grunde gegangener weißer Blutkörperchen entstehen. Es sind das die Xanthinbasen, Zersetzungsprodukte der Kernnucleïne, die als Vorstufen der Harnsäure gelten. Wird Milzpulpa mit Blut digeriert, so bildet sich Harnsäure. Da man die Harnsäure beim Säugetier aus Kernnucleïn entstanden denkt, so wäre demnach die Milz ein besonderer Ort für Harnsäurebildung.

Die Tatsache, daß man in der Pulpa Zellen findet, die rote Blutkörperchen in verschiedenen Stadien des Zerfalls enthalten, spricht dafür, daß in der Milz auch rote Blutkörperchen zerstört werden. In der Milz sollen auch rote Blutkörperchen neugebildet werden.

Die Milz kann exstirpiert werden, ohne daß der Körper zu Grunde geht; ihre Funktionen können also von anderen Organen (Lymphdrüsen, rotem Knochenmark, Leber) ganz übernommen werden.

Die Milz ist in vielen Fällen von Infektionskrankheiten stark vergrößert. Es kommt ihr dabei offenbar die Aufgabe zu, durch ihre in gesteigertem Maße producierten Zellen die Krankheitserreger unschädlich zu machen.

Kapitel VII. Sekretionen.

§ 1. Allgemeines über die Sekretionen.

Die Sekretionen haben für den Haushalt des Organismus verschiedene Bedeutung. Teils dienen sie dazu, Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen (z. B. Sekretion des Harns), teils haben sie den Zweck, dem Körper die für die Verdauung und Resorption der Nahrungsstoffe nötigen Säfte zu liefern: ferner gibt die Sekretion der Milchdrüsen das Nahrungsmittel für den Säugling, die Sekretion der Talgdrüsen eine schützende Decke für die Hautoberfläche, und die Schweißsekretion hat physiologische Bedeutung für den Wärmehaushalt des Organismus.

Die Sekretionen werden bewirkt durch die **Drüsenzellen**, d. s. modifizierte Epithelzellen. Sie finden sich:

a) entweder isoliert zwischen anderen Epithelzellen:

Hieher gehören die secernierenden Epithelzellen der Schleimhäute (die Becherzellen): cylindrische Zellen, die in sekretleerem Zustande körniges Protoplasma und einen in der Mitte gelegenen meist ovalen Kern haben, und deren körniges Protoplasma bei der Sekretbildung sich in eine helle Masse umwandelt, wobei der Kern und das nicht veränderte Protoplasma an die Basis der Zelle rücken. Die helle Masse tritt danach an der freien Oberfläche aus und bildet das Sekret. In den Becherzellen spielen sich Sekretbildung und Sekretausstoßung gleichzeitig ab; schließlich entleert sich die Zelle ganz und stirbt ab.

b) oder zu vielen in Drüsen vereinigt.

Die **Drüsen** sind Einstülpungen der Haut oder Schleimhaut von verschiedener Form, teils röhrenförmig (tubulös), teils säckchenartig (acinös), verzweigt oder unverzweigt.

Die Wand des Drüsengangs bildet ein Zellenlager, das von einer Membrana propria getragen und besonders in dem secernierenden Teile von Gefäßkapillaren umsponnen wird. Außerdem enthalten die Drüsen Lymphgefäße, Muskeln und Nerven.

Die secernierenden Drüsenzellen finden sich meist nur an dem blinden Ende des Drüsenganges, während der übrige Teil desselben als Ausführungsgang für das gebildete Sekret dient.

Der **Sekretionsvorgang** beruht nicht auf einer Filtration der Blutflüssigkeit durch die Drüsenwand hindurch, sondern auf einer specifischen Tätigkeit der secernierenden Drüsenzellen aus folgenden Gründen:

1. Die meisten Sekrete enthalten Substanzen, die nicht schon im Blute vorgebildet sind, also in den Drüsenzellen selbst durch chemische Processe entstanden sein müssen (z. B. die Fermente der Verdauungssäfte, das Kaseïn und der Milchzucker der Milch, u. a.).

2. Der osmotische Druck ist im Sekret oft größer als im Blut. Der vom Drüsensekret im Drüsengang erzeugte hydrostatische Druck kann größer werden, als der Blutdruck. In beiden Fällen leistet die Drüse Arbeit.

3. Die Sekretion geht in vielen Fällen nur zu gewissen Zeiten, nicht kontinuierlich vor sich, während doch der Blutdruck ununterbrochene Filtration bewirken müßte. Ueberdies können blutleere oder gar ausgeschnittene Drüsen noch secernieren.

4. Die Sekretion ist in vielen Fällen begleitet von morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Drüsenzellen.

5. Manche Sekretionen unterliegen dem Einfluß specifischer sekretorischer Nerven. In den Speicheldrüsen sind Nervenfasern gefunden worden, die in den Drüsenzellen endigen.

§ 2. Speichelsekretion.

1. Zusammensetzung des Speichels.

Der Mundspeichel, eine farblose, trübe, fadenziehende Flüssigkeit von meist schwach alkalischer Reaktion, ist das Sekret der sämtlichen Drüsen der Mundhöhle. Die Menge des in 24 Stunden gebildeten Speichels wird auf 1—2 Liter geschätzt.

Die Trübung des Speichels rührt her von Schleimflocken, abgestoßenen Mundhöhlenepithelzellen und den Speichelkörperchen. Letztere sind junge abgelöste Drüsenzellen oder ausgewanderte Leukocyten.

Der Speichel enthält 0,5—1 % Trockensubstanz, 0,1—0,2 % Salze, darunter Rhodankalium, 0,1—0,4 % organische Stoffe, darunter Eiweiß, Mucin und ein diastatisches Ferment, das Ptyalin; schließlich Gase, besonders Kohlensäure.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Speichelsekretion.

Die Mundhöhle besitzt zwei Arten von Drüsen:

a) **Eiweissdrüsen** oder seröse Drüsen liefern ein schleimfreies, fermentreiches Sekret. Hieher gehören die Parotis, bei manchen Tieren (Kaninchen) auch die Submaxillaris, und ein Teil der Drüsen der Mundhöhlenschleimhaut.

Die Zellen der Eiweißdrüsen zeigen, in frischem Zustande untersucht, in der Ruhe dunkel granuliertes Protoplasma. Die Granulationen rücken bei der Sekretion gegen den Drüsengang hin.

b) **Schleimdrüsen** liefern ein mucinhaltiges Sekret; hieher gehören alle übrigen Drüsen außer den Eiweißdrüsen.

Manche Drüsen, z. B. die Submaxillaris des Menschen, enthalten sowohl Eiweißdrüsenzellen als auch Schleimdrüsenzellen.

Die Schleimdrüsen lassen zwei Formen von Zellen erkennen:

1. Die Giannuzzischen Halbmonde oder Randzellenkomplexe liegen an der Peripherie der Drüsenwand, es sind abgeplattete Zellen mit stark körnigem Protoplasma, die umsponnen sind mit feinsten Verzweigungen des Drüsenganges (Sekretkapillaren).

2. Die Schleimzellen reichen bis an das Lumen des Drüsenganges; ihr Protoplasma sieht wenig gekörnt, mehr hyalin aus.

Die Randzellen sind zum Teil Eiweißdrüsenzellen, zum Teil sekretleere Schleimzellen. Wie in letzterem Falle die Schleimzellen in Randzellen und umgekehrt verwandelt werden, wird veranschaulicht durch Fig. 3.

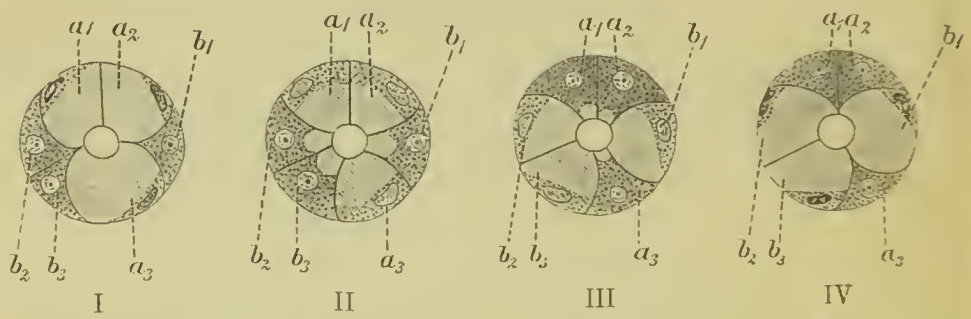


Fig. 3 (nach Stöhr). Schematische Darstellung des Ueberganges von Randzellen in Schleimzellen und umgekehrt. In den vier aufeinander folgenden Stadien I, II, III und IV werden die erst mit Schleim gefüllten großen Zellen a_1, a_2, a_3 durch Sekretabgabe in die kleinen Randzellen verwandelt, während die erst schleimfreien Zellen b_1, b_2, b_3 durch Bildung und Anhäufung von Schleim in die großen Schleimzellen verwandelt werden. Die schleimfreien Zellen werden durch die schleimhaltigen vom Drüsenlumen abgedrängt.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion.

Die Speichelsekretion wird reflektorisch angeregt, wenn durch einen Bissen, besonders einen trockenen, die sensiblen Nerven der Mundhöhlenschleimhaut gereizt werden. Die Speichelsekretion ist also abhängig vom Nervensystem.

Die Sekretionsnerven der Submaxillaris und Sublingualis sind:

a) Fasern, die vom Facialis durch die Chorda tympani zum

Lingualis und mit diesem zu den Drüsen verlaufen. Ihre Reizung liefert ein reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung ein spärliches zähes Sekret liefert.

Die Chordafasern enthalten zugleich vasodilatatorische, die Sympathicusfasern vasokonstriktorische Fasern für die Gefäße der Drüsen.

Die Sekretionsnerven der Parotis sind:

a) Fasern, die vom Glossopharyngeus durch den Nervus Jacobsonii und Petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum, von da durch den Auriculo-temporalis zur Drüse gehen; ihre Reizung liefert reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung auch hier spärliches dickflüssiges Sekret gibt.

Das Centrum der Sekretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

Die Drüsensekretion kann auf Nervenreizung hin noch erfolgen bei verbluteten Tieren, wenn also die Drüse gar nicht mehr mit Blut versorgt wird.

Einige Zeit nach Durchschneiden der sekretorischen Nerven fängt die Drüse an, beständig zu secernieren (paralytische Sekretion), bis sie schließlich abstirbt und degeneriert. Die Ursache der paralytischen Sekretion ist noch nicht aufgeklärt.

Setzt man in den Ausführungsgang einer Drüse eine Kanüle, die man mit einem Manometer verbindet, so kann man den Druck messen, den das abgesonderte Sekret im Ausführungsgang erzeugt. Bei der Submaxillaris des Hundes kann der Druck nach Chordareizung über 200 mm Quecksilbersäule betragen, d. h. 100 mm mehr als der Blutdruck in den Gefäßen der Drüse.

Das Sekret der Speicheldrüsen soll wärmer sein, als das zugeführte Blut. Die Speichelsekretion würde also unter Wärmebildung erfolgen.

Die tätige Drüse zeigt gewisse elektrische Erscheinungen, deren Bedeutung aber noch unbekannt ist.

§ 3. Sekretion des Magensaftes.

1. Zusammensetzung des Magensaftes.

Der Magensaft, das Sekret der Magendrüsen, ist eine klare, wasserhelle oder schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit von saurer Reaktion und 1,003—1,006 spec. Gewicht. Er enthält 0,29—0,60% Trockensubstanz, darunter 0,10—0,17% Asche.

Seine charakteristischen Bestandteile sind:

a) freie **Salzsäure**, beim Menschen bis zu 0,2%, beim Hunde etwas mehr;

Der Magensaft gibt folgende, für freie Salzsäure charakteristische Farbenreaktionen: Günzburgs Reagens (2 g Phloroglucin, 1 g Vanillin in 30 g absol. Alkohol) mit Magensaft verdampft gibt eine rote Färbung; Methylviolett, sowie Kongorot werden durch Magensaft blau gefärbt.

b) **Pepsin,** ein Ferment, das in saurer Lösung Eiweiß verdaut. Seiner Zusammensetzung nach ist es ein eiweißartiger Körper. Die Vorstufe des Pepsins in den Magendrüsen ist das Pepsinogen, eine Substanz, die durch Sodalösung aus der Magenschleimhaut extrahiert werden kann und dureh Behandeln mit Salzsäure in Pepsin übergeht;

e) **Lab,** ein Gerinnungsferment von unbekannter Zusammensetzung, das die Kaseïngerinnung der Milch bewirkt. Seine Vorstufe ist das Labzymogen, das durch Wasser aus der Magensehleimhaut extrahiert und durch Säurezusatz in Lab übergeführt werden kann.

Fig. 4. Anordnung der Belegzellen (a) u. Hauptzellen (b) in den Fundusdrüsen.

Der nüchterne Magen enthält keinen Magensaft, seine Schleimhaut ist mit Schleim überzogen.

2. Morphologisehe Erseheinungen bei der Sekretion:

Die sehlauchförmigen Drüsen der Magenschleimhaut sind einzuteilen in:

a) Drüsen, die nur eine Art von Drüsenzellen enthalten; sie kommen nur am Pylorus vor und heißen daher **Pylorusdrüsen.**

b) Drüsen, die zwei Arten von Zellen enthalten und die im Fundus vorkommen: **Fundusdrüsen.**

Die Pylorusdrüsen besitzen cylindrische Zellen, die in einfaeher Lage den Drüsengang bilden.

Die Fundusdrüsen besitzen aueh solche cylindrische Zellen, die sogenannten **Hauptzellen** oder adelomorphen Zellen, dann aber noeh die **Belegzellen** oder delomorphen Zellen, d. s. Zellen, die zwisehen den Hauptzellen und der Membrana propria einzeln liegen und keine zusammenhängende Lage bilden. Die Belegzellen sind von korbartig angeordneten Sekretkapillarschlingen umfaßt, die in den Drüsengang münden.

Sowohl die Fundus- als die Pylorusdrüsen bilden Pepsin und Lab, weshalb die Cylinderzellen (Hauptzellen der Fundusdrüsen) als pepsin- und labsecernierende Zellen angesehen werden.

Die isolierte Pylorusportion sondert aber einen Magensaft ab, der nicht sauer ist. Da hier die Belegzellen fehlen, so ist vermutet worden, daß in den Belegzellen die Salzsäure secerniert wird.

Die morphologischen Veränderungen der Zellen bei der Tätigkeit bestehen darin, daß die im Hungerzustande körnigen großen Hauptzellen zunächst noch größer, dann in der 6.–9. Verdauungsstunde kleiner und heller werden, während die im Hungerzustand kleinen Belegzellen sich bei der Verdauung vergrößern.

Ueber die Art der Entstehung der wesentlichsten Bestandteile des Magensaftes ist noch nichts Sicheres bekannt. Die beiden Fermente sind jedoch als Produkte der Drüsenzellen anzusehen.

Was die Bildung der Salzsäure anlangt, so ist es schwer verständlich, wie eine freie starke Säure bei dem basischen Charakter des Blutes und der Sekretionszellen entstehen kann. Man hat die Bildung zu erklären versucht durch Massenwirkung schwacher Säuren (z. B. Kohlensäure) auf die Chloride des Blutes. Gerade so wie unter der Massenwirkung der Kohlensäure im Blute aus Kochsalz Salzsäure frei wird, die in die Blutkörperchen übergeht (siehe S. 49), so könnte auch unter der Massenwirkung vielleicht der Kohlensäure in den Belegzellen Salzsäure frei werden.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion.

Beobachtungen über die Sekretion des Magensaftes lassen sich leicht anstellen an Menschen und Tieren mit Magenfisteln.

Die Magensekretion beginnt, wenn ein Bissen geschluckt wird, und zwar auch dann, wenn der Bissen nicht in den Magen selbst gelangt, z. B. bei einem Tiere, dem eine Oesophagusfistel angelegt ist, durch die der Bissen wieder austritt. Diese Sekretion des Magensaftes bleibt aus nach Durchschneidung der Nervi vagi.

Diese Sekretion ist abhängig von psychischen Einflüssen, denn sie beginnt auch dann, wenn man einem Tiere nur einen schmackhaften Bissen zeigt (Appetitsaft).

Auch nach Vagusdurchschneidung tritt noch Sekretion auf, wenn die Bissen in den Magen selbst gelangen. Diese Sekretion ist wahrscheinlich ein Reflex, an dem aber der Vagus nicht beteiligt ist. Sie kommt nicht durch mechanische, sondern durch chemische Reizung zu stande. Besonders wird diese Sekretion angeregt durch Fleischbrühe, weniger durch Wasser, Milch, Eiweiß, Pepton, gar nicht durch Salze, Fett und Stärke.

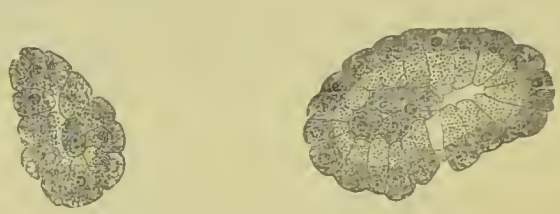
Die Sekretion des Magensaftes wird demnach durch den Anblick von Speisen und durch das Schlucken eingeleitet und danach weiter unterhalten durch die genossenen, in den Magen gelangten Speisen.

§ 4. Sekretion des Pankreassaftes.

1. Zusammensetzung des Pankreassaftes.

Der aus frisch angelegten Fisteln des Ductus pancreaticus zu erhaltende Pankreassaft ist eine zähe, klare Flüssigkeit von spec. Gewicht 1,03, die infolge ihres Gehaltes an Natriumkarbonat (0,2%) stark alkalisch reagiert, und die zuweilen spontan gerinnt. Besteht die Fistel längere Zeit, so wird das Sekret dünnflüssiger (spec. Gewicht 1,01).

Der Pankreassaft enthält bei frischer Fistel etwa 90% Wasser, bei alter Fistel dagegen 98%. Die Trockensubstanz enthält 0,6 bis 0,9% Asche, ferner organische Substanzen, hauptsächlich Eiweiß (bei frischer Fistel bis zu 10%). Das Sekret aus frischer Fistel ist



A B

Fig 5 (nach Heidenhain). Drüsenzellen des Pankreas in verschiedenen Stadien der Sekretion.

A: Erstes Stadium (6.—10. Stunde der Verdauung): die streifige Außenzone ist viel breiter als die körnige Innenzone.

B: Zweites Stadium (10.—20. Stunde der Verdauung): die streifige Außenzone ist verschmälert, die körnige Innenzone breiter.

oft so eiweißreich, daß es beim Erhitzen zu einer festen Masse gerinnt. Ferner enthält der Pankreassaft Leucin, Fett, Seifen in geringer Menge, sowie schließlich folgende drei charakteristische Fermente:

a) ein diastatisches Ferment, das sich in seiner Wirkung auf Stärke wie das Speichelptyalin verhält;

b) Trypsin, ein Ferment, das Eiweiß in Proteosen und Aminosäuren spaltet. Die Vorstufe des Trypsins in der Pankreasdrüse ist das Trypsinogen, das bei der Sekretion, sowie auch unter dem Einfluß von Sauerstoff oder von organischen Säuren in Trypsin verwandelt wird:

c) Steapsin, ein fettspaltendes Ferment, das die Neutralfette spaltet in Glycerin und freie Fettsäuren.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Sekretion.

Die Zellen der Pankreasdrüse haben eine streifige Außen- und körnige Innenzone. In der Tätigkeit wird die streifige Außenzone

verbreitert, die körnige Innenzone nimmt an Breite ab, beim Uebergang zur Ruhe findet das Umgekehrte statt (siehe Fig. 5). Die tätigen Zellen zeichnen sich durch schärfere, oft doppelt konturierte Grenzlinien besser voneinander ab, als die ruhenden.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion.

Sekretorische Fasern für das Pankreas enthält der Vagus und der Sympathicus.

Unter den Substanzen, die vom Magen aus reflektorisch Pankreassekretion veranlassen, werden hauptsächlich Säuren und Fette, ferner Gewürze genannt. Außerdem sollen Stoffe, die aus dem Duodenum ins Blut gelangen, diese Sekretion anregen.

Ueber die Folgen der Exstirpation des Pankreas siehe Kapitel XI.

§ 5. Gallensekretion.

1. Zusammensetzung der Galle.

Die Galle, das Sekret der Leber, ist eine rotgelbe oder grüne, fadenziehende, intensiv bitter schmeckende Flüssigkeit, die etwa 1,5—3% Trockensubstanz enthält, wenn sie aus der Leber herausfließt. Bei Nüchternheit fließt die Galle nicht direkt in den Darm, sondern erst in die Gallenblase, wo sie durch Wasserresorption und Beimengung von Blasenschleim konzentrierter wird, so daß sie dann 16—17% Trockensubstanz enthalten kann. Ihre Tagesmenge beträgt beim erwachsenen Manne etwa 1 Liter.

Charakteristische Bestandteile der Galle sind:

a) Glykocholsaures und taurocholsaures Natrium (etwa ein Drittel der Trockensubstanz). Beim Menschen überwiegt das glykocholsaure, beim Hunde das taurocholsaure Natrium.

Wird Galle mit Tierkohle zur Trockne verdampft, der Rückstand mit Alkohol extrahiert, das Extrakt mit viel Aether versetzt, so scheiden sich die gallensauren Salze in feinen Kristallnadeln ab (kristallisierte Galle). Ueber die Eigenschaften der Gallensäuren siehe S. 42.

b) Gallenfarbstoffe (Bilirubin, Biliverdin, zuweilen auch Hydrobilirubin, siehe S. 43).

Ferner enthält die Galle: Mucin, Cholesterin, Lecithin, Fett und Fettsäuren, Salze, hauptsächlich Natriumkarbonat und -phosphat, und etwas Eisen.

In der Blasengalle scheiden sich zuweilen feste Bestandteile als Gallensteine aus. Diese können bestehen aus Bilirubinkalk oder aus Cholesterin. Unter pathologischen Umständen kommt auch Eiweiß in der Galle vor.

2. Chemie der Leber.

Die Leber ist die mächtigste Drüse unseres Körpers: ihr Gewicht beträgt etwa 1,5 kg. Sie enthält 30% Trockensubstanz, hauptsächlich Eiweiß (20%), ferner Fette, Extraktivstoffe und wechselnde Mengen Kohlehydrate in Form von Glykogen und Traubenzucker. Ihre Asche beträgt etwa 1% und ist besonders charakterisiert durch ihren hohen Gehalt an Eisen.

Das Eisen kommt in der Leber teils in anorganischer, teils in organischer Bindung vor. Das organisch gebundene Eisen findet sich in zwei Nucleoproteïden, dem Hepatin und dem Ferratin. Im Hepatin ist das Eisen sehr fest gebunden; Ferratin dagegen hat mehr den Charakter eines Eisenalbuminats, da sein Eisen schon durch Salzsäure abgespalten wird.

Das Eisen der Leber ist teils aus dem Darm resorbiertes Eisen, teils stammt es, wie die Gallenfarbstoffe, aus dem Hämoglobin der roten Blutkörperchen, die in der Leber zerstört werden. Das Eisen wird hauptsächlich durch die Darmwand, in geringen Mengen auch in der Galle und im Harn ausgeschieden.

3. Bau der Leber.

Die Drüsenzellen der Leber sind unregelmäßig vieleckige Zellen mit körnigem Protoplasma und einem oder mehreren Kernen. Das Protoplasma enthält Pigmentkörnchen und Fetttröpfchen, ferner bei gut gefütterten Tieren Glykogenschollen.

Im nüchternen Zustand sind die Zellen klein, trüb, undeutlich konturiert; während der Verdauung sind sie größer, im Centrum hell, in der Peripherie grobkörnig.

Auf dem Durchschnitt durch ein Leberläppchen (Fig. 6) sieht man die Zellen zu Strängen, den Leberzellenbalken, angeordnet, die in radiärer Richtung von einer im Centrum jedes Läppchens gelegenen Vene (Vena centralis) gegen die Peripherie ausstrahlen. Die auf dem Schnitt sichtbaren Stränge sind aber in Wirklichkeit nicht isolierte Zellstränge, da jede Zelle innerhalb des Balkens mit anderen, die über oder unter der Ebene des Schnittes liegen, in Verbindung steht.

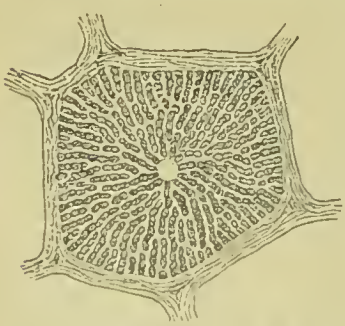


Fig. 6 (nach Heidenhain). Durchschnitt durch ein Leberläppchen des Schweines. Radiäre Anordnung der Leberzellen.

Zwischen den Leberzellen liegen sowohl die feinsten Gallendrüsengänge (sogenannte Gallenkapillaren), als auch die Blutgefäßkapillaren.

Die Gallenkapillaren verhalten sich zu den Leberzellen, wie die Lumina anderer Drüsen zu den begrenzenden Drüsenzellen. Zur Begrenzung einer Gallenkapillare reichen allerdings schon zwei Leberzellen aus; die Kapillare kommt dadurch zu stande, daß die rinnenförmigen Vertiefungen auf der Oberfläche zweier aneinander grenzender Leberzellen zusammen den Drüsengang bilden. Feinste Verzweigungen

der Gallenkapillaren ragen in die Leberzellen bis zum Kern hinein. Jede Leberzelle beteiligt sich an der Bildung mehrerer Gallenkapillaren. Die Gallenkapillaren münden in die interlobulär verlaufenden Gallengänge.

Die Blutkapillaren stammen aus den interlobulär verlaufenden Pfortaderästen und gehen radiär im Leberläppchen zu der Centralvene, die in die interlobulären Lebervenenäste führt. Die Blutkapillaren verlaufen auch zwischen den Leberzellen, aber so, daß an keiner Stelle Blutkapillaren und Gallenkapillaren direkt in Berührung kommen, sondern daß beide immer allseitig von Leberzellensubstanz umgeben sind. Zwischen Blutkapillaren und Gallenkapillaren liegt also immer Leberzellsubstanz.

Die Aeste der Leberarterie verzweigen sich nur im interlobulären Gewebe; ihre Kapillaren sammeln sich zu Venen, die in die Pfortaderäste münden. Die Lymphgefäße verlaufen in Begleitung der Pfortaderäste.

4. Die Bedingungen der Gallensekretion.

Die Sekretion der Galle läßt sich untersuchen an Tieren mit Fistel des Gallenganges.

Die Gallenabsonderung findet ununterbrochen statt, ist aber etwa 3—5 Stunden und noch später nach Nahrungsaufnahme verstärkt. Die Zunahme der Sekretion bei der Verdauung scheint durch resorbierte Substanzen bewirkt zu werden, die direkt anregend auf die Leberzellen wirken, und zwar hauptsächlich durch die aus dem Darmkanal wieder resorbierten Gallenbestandteile (Gallensäuren) selbst.

Der Druck in den Gallengängen kann größer sein, als der Druck in der Pfortader, aber dennoch hängt auch die Gallensekretion vom Blutdruck ab. Sinkt der Blutdruck, so wird weniger Galle secerniert, aber die Galle enthält dann mehr Trockensubstanz. Hemmend auf die Sekretion wirkt: Unterbindung von Pfortaderästen, Reizung des Rückenmarks und des Nervus splanchnicus (wegen verminderter Blutzufuhr zur Leber infolge der Gefäßkontraktion).

Sekretorische Nerven konnten für die Leber bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

5. Die Entleerung der Galle.

Die Galle wird aus der Leber herausbefördert durch den Druck des immer nachrückenden Sekrets. Der Ductus choledochus besitzt an seiner Einmündung in den Darm einen Sphinkter, der den Austritt der Galle regelt. Muskeln der Gallenblase und des Ductus choledochus tragen ferner zur Fortbewegung der Galle bei. Als Nerven für diese Muskeln werden Vagus und Splanchnicus angegeben.

Ist der Abfluß der Galle gehindert, so tritt Galle in die Lymphgefäße und von da in das Blut über (Gelbsucht, Ikterus). Die Galle wird dann durch die Nieren ausgeschieden.

§ 6. Sekretion des Darmsaftes.

Um die Sekretion der Darmdrüsen zu untersuchen, legt man bei einem Tiere eine Darmfistel an, d. h. man schaltet ein Stück Darm so aus, daß es mit dem Mesenterium noch verbunden ist und näht die beiden Enden des isolierten Stückes in die Hautwunde ein, oder auch nur das eine Ende, während das andere Ende geschlossen wird. Der übrige Darm wird durch Darmnaht wieder vereinigt.

1. Zusammensetzung des Darmsaftes.

Der Dünndarmsaft ist eine farblose, alkalisch reagierende Flüssigkeit von 1,007 spec. Gewicht. Er enthält außer Salzen etwas Eiweiß, ferner ein diastatisches und invertierende Fermente, sowie auch ein eiweißspaltendes Ferment.

Der Dickdarm liefert ein schleimiges Sekret ohne Fermente.

2. Die Sekretionsbedingungen.

Der Darmsaft ist das Sekret der Brunnerschen Drüsen im Duodenum und der Lieberkühnschen Drüsen im ganzen Darm.

Ueber das Sekret der Brunnerschen Drüsen und ihre Sekretionsbedingungen ist fast nichts bekannt.

Die Lieberkühnschen Drüsen des Dünndarms sind einfach tubulös gebaut und stehen dicht gedrängt in der Dünndarmschleimhaut zwischen den Zotten derselben.

Die Sekretion erfolgt, wenn die Darmschleimhaut direkt gereizt wird, sowie reflektorisch nach Nahrungsaufnahme; denn sie tritt auch in solchen Teilen des Darms ein, auf die der Reiz nicht direkt gewirkt hat, ist also abhängig vom Nervensystem. Die sekretorischen Nerven sind aber nicht bekannt.

Die schleimabsondernden Dickdarmdrüsen enthalten viele schleimbildende Becherzellen, während Becherzellen in den Dünndarmdrüsen nur vereinzelt vorkommen.

Die Darmdrüsen dienen auch der Regeneration des Epithels der Darmzotten. In den Darmdrüsen werden durch mitotische Teilung fortwährend neue Zellen gebildet, die zum Ersatz der auf der freien Schleimhautoberfläche zu Grunde gehenden Epithelzellen in die Höhe rücken.

§ 7. Harnsekretion.

1. Zusammensetzung des Harns.

Der Harn, das Sekret der Nieren, ist beim Menschen eine gelb bis rotbraun gefärbte Flüssigkeit vom spec. Gewicht 1.017—1.040. Seine Gefrierpunktserniedrigung beträgt in der Norm $\Delta = 1.4 - 2.4°$.

Seine Reaktion ist in der Regel sauer (durch saures Natriumphosphat), nur nach Aufnahme von viel vegetabilischer Nahrung mit pflanzensauren Salzen, die im Körper zu kohlensauren Salzen verbrennen, neutral oder alkalisch. Er reagiert ferner alkalisch zur Zeit der regsten Magenverdauung, weil infolge der Salzsäurebildung im Magen die Basicität des Blutes zunimmt und der Alkaliüberschuß zu basischen Salzen im Harne führt.

Alkalisch reagiert auch Harn, in dem bei längerem Stehen Fäulnis eingetreten ist, wobei Harnstoff in Ammoniumkarbonat umgewandelt wird (alkalische Harngärung). Alkalisch reagierender Harn ist getrübt durch Niederschläge von phosphorsauren und kohlensauren alkalischen Erden, von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und harnsaurem Ammoniak.

Die täglich ausgeschiedene Harnmenge beträgt in der Regel etwa 1,5 Liter.

Der Harn enthält 4% Trockensubstanz, und zwar

a) stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels: Harnstoff 2.3% (35 g täglich), Harnsäure (0,05%, in Form saurer Alkalisalze), Hippursäure, Kreatinin (0,05%), Xanthin, Hypoxanthin, Ammoniaksalze (0 04%). Vom Harnstickstoff entfallen 83—86% auf Harnstoff.

Zur Darstellung des Harnstoffs aus Harn wird dieser stark eingedampft, mit Salpetersäure versetzt, wobei sich Kristalle von salpetersaurem Harnstoff abscheiden (siehe S. 36).

Die Harnsäure scheidet sich kristallinisch aus, wenn man Harn mit $^1/_{10}$ seines Volums koncentrierter Salzsäure versetzt in Kälte stehen läßt. Diese Ausscheidung findet in sehr koncentriertem und stark saurem Harn auch ohne Salzsäurezusatz statt (Sedimentum lateritium, siehe S. 39).

b) Salze etwa 1,5%, hauptsächlich Kochsalz etwa 1%, in geringeren Mengen Phosphate und Sulfate, Spuren von Oxalaten; unter den Basen außer Natron noch Kali, Magnesia, Kalk und in Spuren Eisen.

Außer in den Sulfaten findet sich die Schwefelsäure des Harns als Aetherschwefelsäure mit Benzolderivaten verbunden vor, z. B. als:

Phenolschwefelsäure	$C_6H_5 . O . SO_2 . OH$
Kresolschwefelsäure	$C_7H_7 . O . SO_2 . OH$
Indoxylschwefelsäure oder Harnindican	$C_8H_6N . O . SO_2 . OH$
Skatoxylschwefelsäure	$C_9H_8N . O . SO_2 . OH$

Zum Nachweis des Indican wird Harn mit gleicher Menge konc. Salzsäure und sehr wenig Chlorkalklösung versetzt; es entsteht Indigo, der mit Chloroform ausgeschüttelt werden kann.

Die Benzolderivate, mit denen sich die Schwefelsäure paart, stammen aus dem Darm, wo sie bei der Eiweißfäulnis entstehen: Phenole, Indol und Skatol, welch letztere nach der Aufnahme in den Körper zu Indoxyl und Skatoxyl oxydiert werden. Bei der Eiweißfäulnis im Darm entstehen ferner aromatische Oxysäuren (Oxyphenylessigsäure, Oxyphenylpropionsäure), die in den Körper gelangen und durch den Harn ausgeschieden werden.

Schwefel kommt übrigens im normalen Harn zum Teil auch noch in nicht oxydierter Form in unbekannten Verbindungen zur Ausscheidung.

c) Harnfarbstoffe in geringen Mengen, darunter zuweilen Urobilin, das mit Hydrobilirubin identisch sein soll.

Schließlich finden sich im Harn Gase, hauptsächlich Kohlensäure, sowie Spuren von Stickstoff und Sauerstoff.

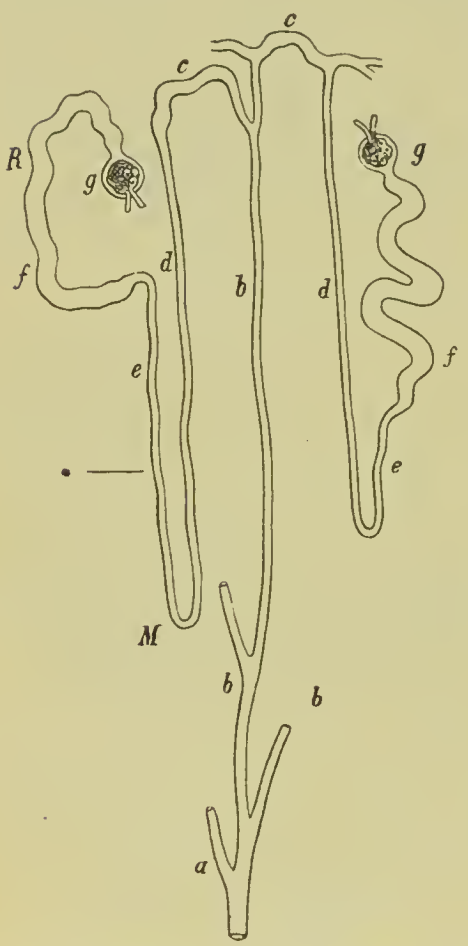


Fig. 7. Schema des Harnkanälchenverlaufes.

Außer den in der Norm durch die Nieren ausgeschiedenen Stoffwechselendprodukten kommen hier auch Stoffe zur Ausscheidung, die zwar normale Bestandteile des Organismus sind, aber aus irgend einem Grund in zu großer Menge im Blut angesammelt waren (z. B. viele Salze, Traubenzucker bei Glykosurie), ferner Stoffe, die dem Körper fremdartig sind (z. B. manche Arzneistoffe oder deren Umwandlungsprodukte.

Bei gewissen Krankheiten, z. B. beim Diabetes, enthält der Harn Traubenzucker, Aceton, Oxybuttersäure und Acetessigsäure; bei Nierenentzündungen Eiweiß; bei Ikterus Gallenfarbstoffe und -säuren; bei Hämaturie Blutfarbstoff; bei abnormer Darmfäulnis Cystin.

2. Bau der Niere.

Die Niere besteht aus der gleichartig dunkel aussehenden Rinde und dem radiär gestreiften Mark, das mit einer Anzahl Malpighischer oder Markpyramiden in das Nierenbecken ragt.

Die Harnkanälchen sind in der Rinde gewundene (Tubuli contorti), in dem Mark gerade gestreckte (Tubuli recti) Drüsengänge. Jedes Harnkanälchen beginnt in der Rinde (R, Fig. 7) mit einer kugligen Auftreibung, dem Malpighischen Körperchen (g), setzt sich fort in das gewundene Harnkanälchen f. Dieses geht in einen gestreckten, im Mark M liegenden Teil über, der anfangs nach dem Nierenbecken zu (e) verläuft, dann umbiegt und so die Henlesche Schleife bildet. Der aufsteigende Schenkel der Schleife d geht in ein gewundenes Schaltstück (c) über, das wieder nach dem Nierenbecken zu umbiegt und in ein gerades Sammelröhrchen b sich fortsetzt. Die Sammelröhrchen vereinigen sich zu Röhren (a), die in den Markpyramidenspitzen in das Nierenbecken ausmünden. Die in der Rinde liegenden Teile der Henleschen Schleifen und Sammelröhrchen heißen Markstrahlen.

Die Malpighischen Körperchen bestehen aus einem Gefäßknäuel, dem Glomerulus (g), der in das sackförmig erweiterte blinde Anfangsstück des Harnkanälchens, die Glomeruluskapsel, so eingestülpt ist, daß er von der Kapsel fast ganz umfaßt wird. Das dem Gefäßknäuel anliegende Blatt der Glomeruluskapsel besteht aus einer zusammenhängenden vielkernigen Protoplasmaschicht. Das äußere Blatt besteht aus platten vieleckigen Zellen.

Das äußere Blatt der Glomeruluskapsel setzt sich in die Wand des gewundenen Kanälchens fort und besteht hier aus Zellen mit körnigem Protoplasma, das radiär (zum Drüsenlumen) gestreift ist. Die Henlesche Schleife, die gewundenen Schaltstücke und die Sammelröhrchen sind mit mehr weniger hohen cylindrischen Epithelzellen ausgekleidet.

Die Harnkanälchen liegen im interstitiellen Bindegewebe, das auch die Gefäße trägt.

Die Zweige der Arteria renalis gehen vom Hilus bis zur Grenze zwischen Rinde und Mark vor (a, Fig. 8) und geben von hier aus Aeste ab, die radiär nach außen verlaufen (b) und Zweige entsenden, von denen jeder zu einem Glomerulus (c) geht. Der Arterienast endigt nach Abgabe der Glomeruluszweige schließlich in den Kapillaren der äußersten Rindenschicht (d).

Jeder Glomerulus entsteht dadurch, daß die zuführende Arterie (Vas afferens) sich in eine Anzahl von Gefäßschlingen teilt, die den Gefäßknäuel bilden und dann sich wieder zu einem arteriellen Gefäß, dem Vas efferens (i) vereinigen, welch letzteres aus dem Glomerulus austritt, und sich nun erst in Kapillaren auflöst. Das Kapillarnetz der Rinde bildet um die gewundenen Harnkanälchen runde (g), in den Markstrahlen gestreckte Maschen (f). In die Marksubstanz gehen teils aus den Vasa efferentia der tiefsten Glomeruli, teils direkt aus den Nierenarterienästen die Arteriolae rectae (k), die im Mark in gestreckte Kapillaren, an den Papillen (m) in ein rundmaschiges Kapillarnetz übergehen. Die Kapillaren der Rinde gehen über in radiär verlaufende Venen (h), in die auch die feinsten Venen des Marks (l) münden.

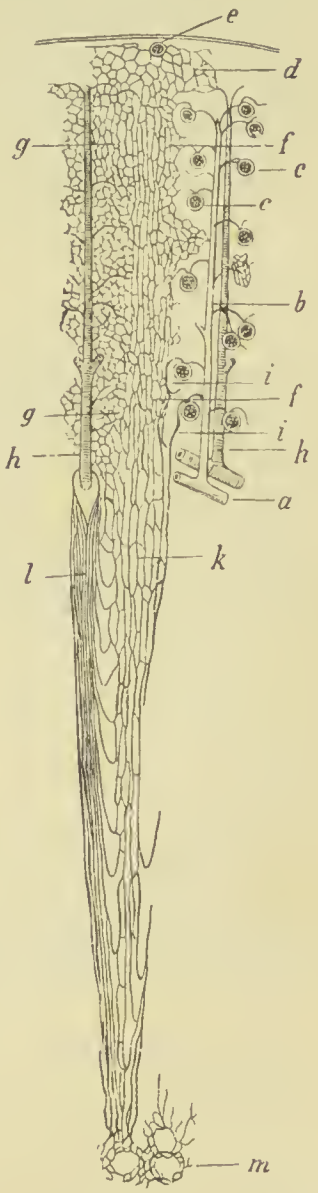


Fig. 8. Schema der Nierengefäße.

3. Mechanik der Nierensekretion.

A. Allgemeines über die Tätigkeit der Nieren:

a) Die im Harn ausgeschiedenen Substanzen werden größtenteils nicht erst in der Niere gebildet, sondern in anderen Organen;

sie werden dann durch das Blut den Nieren zugeführt, um von diesen ausgeschieden zu werden.

An der Bildung der Harnsubstanzen beteiligt sich das Nierenparenchym freilich insofern, als in ihm sich auch Stoffwechselvorgänge vollziehen, die zur Bildung von stickstoffhaltigen Endprodukten führen. Auf Oxydationsprocesse in den Nieren weist die Tatsache hin, daß das Nierenvenenblut venöses Blut ist und daß der ausgeschiedene Harn wärmer gefunden wird, als das arterielle Blut.

Manche Bestandteile des Harns werden aber auch erst vom Nierenparenchym gebildet, z. B. Hippursäure.

b) Die Menge und die Zusammensetzung des secernierten Harns ist abhängig:

α) vom Blutdruck in der Nierenarterie.

Die Harnsekretion nimmt ab, wenn z. B. nach Blutentziehung, nach Vagusreizung, nach Rückenmarksdurchschneidung der Blutdruck in den Nierenarterien sinkt, sie nimmt zu, wenn z. B. infolge von Splanchnicusreizung, durch Zubinden anderer Arterien der Druck in der Nierenarterie steigt.

Nach Reizung der vasokonstriktorischen Nierennerven allein tritt Verminderung, nach Durchschneidung dieser Nerven Vermehrung der Harnmenge auf. Dies hängt auch mit Blutdruckveränderungen zusammen: im ersteren Falle sinkt der Blutdruck in den Nierenglomeruli, weil der Zufluß zu ihnen durch die verengten Arterienstämme erschwert ist, im letzteren Falle steigt er dort an.

β) Von der Beschaffenheit des Blutes.

Die Harnmenge ist umso größer, je größer der Gehalt des Blutes an harnfähigen Substanzen, vor allem Wasser, Kochsalz. Harnstoff ist.

Auch künstliche Zufuhr solcher und noch anderer Stoffe, z. B. Natronsalpeter, Glaubersalz, Coffeïn, Traubenzucker bewirkt vermehrte Harnsekretion. Die Wirkung dieser harntreibenden Mittel tritt auch noch auf, wenn die Harnabsonderung wegen zu niedrigen Blutdrucks ganz aufgehört hat; sie ist, falls nicht Aenderungen des Blutdruckes im Spiele sind, auf Veränderung der Blutzusammensetzung zurückzuführen.

γ) Von der normalen Ernährung der Nierenzellen durch arterielles Blut.

Die Harnabsonderung stockt längere Zeit ganz, wenn man die Blutzufuhr zur Niere durch Kompression der Nierenarterie auch nur für wenige Minuten unterbricht: eine kurz dauernde Ernährungsstörung bewirkt also solche Veränderung der secernierenden Organe, daß längere Zeit die Sekretion unmöglich ist.

Erschwerung des venösen Blutabflusses (venöse Stauung) in den Nieren bewirkt auch Abnahme der Harnsekretion. Ob dies auf die schlechtere Ernährung des Nierenparenchyms oder auf Veränderung der Beschaffenheit

des gestauten Blutes zurückzuführen ist, ist noch fraglich. Wenn die Sekretion bei venöser Stauung schon aufgehört hat, kann man sie wieder hervorrufen durch Injektion von Salpeterlösung ins Blut; daraus wird es wahrscheinlich, daß venöse Stauung hauptsächlich durch Veränderung der Blutbeschaffenheit wirkt.

Möglicherweise ist auch die Wirkung des Blutdruckes auf die Harnsekretion nicht eine direkte, sondern eine indirekte in der Art, daß bei größerem Blutdrucke eine schnellere Durchströmung, mithin bessere Ernährung des Nierenparenchyms und stärkere Zufuhr harnfähiger Stoffe statt hat.

c) Die Nieren leisten bei der Sekretion Arbeit durch Bereitung eines Harns von höherer oder niederer molekularer Koncentration, als die des Blutes ist.

Die Größe dieser Arbeitsleistung läßt sich am besten beurteilen auf Grund der Angaben über den osmotischen Druck des Blutes und des Harns. Der osmotische Druck selbst ist zu berechnen aus der Gefrierpunktserniedrigung; er beträgt 12,2 Atmosphären für $\Delta = 1{,}0^0$. Der osmotische Druck des Blutes beträgt rund 7 Atmosphären ($\Delta = 0{,}53^0$), der des normalen Harnes im Mittel etwa 24 Atmosphären ($\Delta = 2{,}0^0$). Bei sehr koncentrierten Harnen kann er noch viel größer (40 Atmosphären und mehr) werden; umgekehrt kann nach reichlichem Wassertrinken ein Harn entleert werden, dessen osmotischer Druck nur etwa 2 Atmosphären ($\Delta = 0{,}16^0$) beträgt.

Durch Filtration allein würde nur ein Harn erzeugt werden können, dessen osmotischer Druck nicht größer, höchstens gleich oder kleiner sein könnte, als der osmotische Druck der Blutflüssigkeit ist, und in letzterem Falle dürfte die osmotische Druckdifferenz nicht größer sein, als der die Filtration bewirkende arterielle Blutdruck, d. s. etwa 0,2 Atmosphären. Da aber die bei Sekretion eines wasserreichen Harns beobachtete osmotische Druckdifferenz um 4,8 Atmosphären größer ist, als der arterielle Blutdruck, so folgt, daß die Abscheidung dieses Harns durch Arbeitsleistung der Zellen, die dem Ausgleich der osmotischen Druckdifferenz entgegenwirkt, bedingt sein muß.

Noch mehr gilt dies für die Bildung eines koncentrierteren Harns, bei dem die arbeitenden Zellen auch noch dem arteriellen Blutdruck, der dem Ausgleich der osmotischen Druckdifferenzen in diesem Falle günstig ist, entgegenzuwirken haben.

Da die Richtung, in der die Zellen arbeiten, bei der Bildung des verdünnten Harns eine andere ist, als bei der des koncentrierteren, so muß es im Nierenepithel zweierlei verschiedene Apparate geben, die für die auf die Harnbildung zu verwendende Arbeit in Betracht kommen.

d) Ein Einfluß des Nervensystems auf die Nierensekretion — abgesehen von dem indirekten Einfluß vasomotorischer Nerven — hat sich bisher nicht feststellen lassen.

B. Bedeutung der einzelnen Abschnitte der Harnkanälchen für die Harnbildung.

Nach der jetzt am meisten vertretenen Anschauung findet statt:

a) In den Glomeruli: die Abscheidung der Hauptmenge des Harnwassers, sowie mancher der im Blutwasser gelösten Substanzen.

Dies muß geschlossen werden aus der anatomischen Tatsache, daß die Glomeruli das blinde Ende der Harnkanälchen bilden. Abscheidung von festen Stoffen ohne das diese Stoffe wegspülende Wasser würde hier sinnlos sein.

Ob der Vorgang im Glomerulus nur in einer Filtration besteht (in welchem Falle die Veränderung der Koncentration des Filtrates in den anderen Harnkanälchenabschnitten erfolgen müßte) oder ob das Glomerulusepithel aktiv an der Wasserabscheidung beteiligt ist, ist noch unentschieden.

b) In den Zellen der gewundenen Harnkanälchen: die Abscheidung mancher der charakteristischen Harnbestandteile.

Für die Lehre, daß die Epithelien der gewundenen Harnkanälchen an einer solchen Sekretion beteiligt sind, ist folgende Beobachtung angeführt worden: Indigschwefelsaures Natrium, ins Blut unter Einhaltung bestimmter Versuchsbedingungen eingespritzt, ist bei seinem Uebergang in den Harn nur im Innern der Zellen der gewundenen Harnkanälchen und weiter abwärts im Lumen der Kanälchen gesehen worden, nicht in den Zellen der Glomeruluskapsel. Freilich läßt diese Beobachtung auch den Schluß zu, daß der Farbstoff wohl schon im Glomerulus in noch nicht nachweisbarer Koncentration ausgeschieden und erst durch Resorption aus den Kanälchen in die Zellen der Tubuli contorti gelangt ist.

Die Abscheidung mancher der Harnsubstanzen, z. B. des Kochsalzes, des Harnstoffs geht der Wasserabscheidung bis zu einem gewissen Grade parallel, die Ausscheidung anderer, wie z. B. der Phosphate, wird dagegen nicht von der Menge des Harnwassers beeinflußt. Vielleicht werden deshalb erstere wenigstens zu einem großen Teil schon mit dem Wasser in dem Glomerulus abgeschieden, während letztere erst durch besondere Abscheidungsorgane, wohl in den Tubuli contorti, an den Harn abgegeben werden.

Auch seine saure Reaktion erhält der Harn in den gewundenen Harnkanälchen.

c) In den Henleschen Schleifen: Veränderung der Koncentration des Harns durch Resorption von Wasser und anderen Substanzen, z. B. Kochsalz.

Gestützt wird diese Vermutung auf die Beobachtung, daß nach operativer Entfernung des Nierenmarks beim Kaninchen von der so operierten Niere ein sehr verdünnter Harn abgeschieden wird.

4. Harnentleerung.

Aus den Harnkanälchen wird der Harn durch nachrückendes Sekret in das Nierenbecken getrieben. Aus den Nierenbecken gelangt der Harn durch peristaltische Bewegungen der beiden Ureteren in die Harnblase. Die Harnblase ist verschlossen durch den Tonus des Sphincter vesicae. Bei der Blasenentleerung erfolgt Nachlaß des Sphinktertonus und Kontraktion des die Blase verengernden Detrusor urinae. Die Nerven für die Blasenmuskeln verlaufen in den Kreuzbeinnerven, Lendennerven und im Sympathicus zur Blase.

Ihr Centrum liegt im Lendenmark; es ist jedoch in seiner Tätigkeit auch abhängig von der Großhirnrinde, da die Blasenentleerung willkürlich geschehen kann.

§ 8. Schweisssekretion.

1. Zusammensetzung des Schweißes.

Der Schweiß ist eine klare, ungefärbte Flüssigkeit von 1,003 bis 1,006 spec. Gewicht, von Reaktion sauer, neutral oder alkalisch, von salzigem Geschmack, eigenartigem Geruch.

Er enthält 0,85–0,91% Trockensubstanz, und zwar Salze 0,65% hauptsächlich NaCl, organische Substanzen 0,24%, darunter Harnstoff 0,12%.

Die Menge des täglich ausgeschiedenen Schweißes ist sehr verschieden. Die Schweißsekretion hängt mit der Wärmeregulation zusammen (siehe Kapitel XIII).

2. Bedingungen der Schweißsekretion.

Die Schweißdrüsen sind lange unverästelte Röhrchen, die an ihrem unteren Ende einen rundlichen Knäuel von 0,3–0,7 mm Durchmesser bilden. Der Knäuel ist ein vielfach gewundener Kanal mit einer einfachen Lage kubischer Zellen.

Die Schweißsekretion ist abhängig vom Nervensystem. Bei Reizung des Ischiadicus oder Brachialis der Katze ist Schweißsekretion der Pfote beobachtet worden.

Auch die Schweißsekretion beruht nicht einfach auf Filtration der Blutflüssigkeit, sondern auf specifischer Drüsentätigkeit, weil sie nicht fortwährend vor sich geht. Ueberdies kann sie in einem amputierten Beine durch Nervenreizung noch 20 Minuten nach der Amputation hervorgerufen werden.

Die Schweißnerven verlaufen zuerst nach Austritt aus dem Rückenmark im Sympathicus und gesellen sich dann den Extremitätennerven zu.

Centren für die Schweißsekretion sollen im Rückenmark liegen, denn nach Durchschneidung des Halsmarks wird bei Katzen durch Hitze oder Dyspnoë noch Schweißsekretion in den Hinterpfoten hervorgerufen.

Ein dominierendes allgemeines Schweißcentrum wird in der Medulla oblongata angenommen. Die Schweißsekretion wird veranlaßt durch Temperaturerhöhung, Erstickung, Gifte (Pilokarpin), sowie durch psychische Einflüsse (Angstschweiß). Atropin wirkt hemmend auf die Sekretion.

§ 9. Sekretion des Hauttalgs.

Der Hauttalg ist eine fettige Masse, die hauptsächlich aus Cholesterinestern der Fettsäuren besteht. Ueber die Zusammensetzung ist sonst noch wenig bekannt. Durch den Hauttalg werden Haut und Haare geschmeidig gemacht.

Die Hauttalgdrüsen bestehen aus einem Drüsenkörper, der aus einer Anzahl von Säckchen gebildet ist. Die Zellen der Drüsensäckchen sind außen niedrige kubische Zellen, innen große rundliche Zellen, die den Drüsensack ganz ausfüllen und die durch ihren Zerfall das Sekret bilden. Der vom Drüsenkörper nach außen führende Drüsengang wird von einer Fortsetzung der äußeren Wurzelscheide des Haares, also von geschichtetem Plattenepithel gebildet.

Ueber einen Einfluß des Nervensystems auf die Talgsekretion ist nichts bekannt.

§ 10. Tränensekretion.

Die Tränen sind eine wasserhelle, alkalisch reagierende, salzig schmeckende Flüssigkeit. Sie enthalten etwa 1% Trockenrückstand, hauptsächlich Salze (Kochsalz). Auch Eiweiß kommt in geringen Mengen in ihnen vor.

Die Tränendrüse ist wie die Eiweißdrüsen der Mundhöhle gebaut. Die Tränen werden fortwährend abgesondert. Ihre Sekretion steht jedoch unter dem Einfluß des Nervensystems: sie wird verstärkt durch psychische Einflüsse (Weinen), ferner reflektorisch durch Fremdkörper in der Conjunctiva oder durch starke Belichtung des Auges.

Sekretionsnerven verlaufen im Nervus lacrymalis, im Nervus subcutaneus malae und im Halssympathicus.

Die Tränen strömen aus den Ausführungsgängen der Tränendrüse am äußeren Augenwinkel aus, fließen im Konjunktivalsack nach dem inneren Augenwinkel und halten dadurch die Cornea und Conjunctiva feucht; sie entfernen auch auf diese Weise fremde Substanzen aus dem Konjunktivalsack. Im inneren Augenwinkel werden sie durch die Tränenpunkte der Carunculae lacrymales aufgesogen und durch den Canalis naso-lacrymalis zur Nasenhöhle abgeleitet.

§ 11. Milchsekretion.

1. Zusammensetzung der Milch.

Die Milch ist eine weiße, undurchsichtige Flüssigkeit von amphoterer Reaktion, schwach süßem Geschmack und 1,028—1,034 spec. Gewicht. Sie stellt eine Fettemulsion dar, in der das Fett in feinste, mit Kaseïnhüllen umgebene Tröpfchen von 1,5—5 μ Durchmesser verteilt ist. Durch die Reflexion des Lichtes an den Fettkügelchen ist die weiße Farbe und die Undurchsichtigkeit der Milch bedingt.

Die Milch enthält 13 % Trockensubstanz. Der Gehalt an Trockensubstanz ist bei jungen Frauen größer als bei älteren. Die Trockensubstanzen sind:

a) Eiweißstoffe (2,5 %),
hauptsächlich das Paranucleoproteïd Kaseïn, das bei der Labgerinnung gespalten wird in Parakaseïn, einen Eiweißkörper, der sich mit Kalksalzen zu unlöslichen Doppelsalzen verbindet (Käse), und in einen in Lösung bleibenden Eiweißkörper (Molkeneiweiß).

Neben Kaseïn kommen in der Milch in geringeren Mengen noch zwei durch Hitze koagulierbare Eiweißkörper vor: Laktalbumin und Laktoglobulin.

b) Kohlehydrate (6 %) und zwar Milchzucker (siehe S. 18). Beim Stehen der Milch geht der Milchzucker unter dem Einfluß des Bacterium lactis die Milchsäuregärung ein. Die dabei gebildete Milchsäure bewirkt Fällung des Kaseïns (saure Gerinnung).

c) Fette (4 %), in feinster Emulsion verteilt. Es kommen außer den Glyceriden der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure auch noch solche der niederen Fettsäuren (Buttersäure, Kapron-, Kaprylsäure) vor. Beim Stehen der Milch steigen die specifisch leichten Fettkügelchen nach oben und bilden hier die Rahmschicht.

d) Cholesterin, Lecithin und ein gelber Farbstoff in geringen Mengen.

Außerdem soll die Milch Citronensäure in merklichen Mengen enthalten, die ebenfalls ein Produkt der Drüsenzelltätigkeit wäre.

e) Salze (0,5 %), vor allem Calciumphosphat, ferner Chlorkalium, wenig Chlornatrium, sehr wenig Magnesiumsulfat, und Eisen in Spuren. Das Calciumphosphat kommt teils als saures Salz gelöst, teils als neutrales Salz ungelöst suspendiert in der Milch vor.

Ferner enthält die Milch Gase, hauptsächlich Kohlensäure, weniger Stickstoff und Sauerstoff.

2. Bedingungen der Milchsekretion.

Die Milchsekretion erfolgt nur in der Laktationsperiode, deren Dauer etwa 10 Monate beträgt.

Die Milchdrüse besteht aus 15—20 einzelnen tubulösen Drüsen, von denen jede einen auf die Brustwarze mündenden Ausführungsgang hat, der kurz vor seiner Mündung sich sackförmig erweitert.

Die Ausführungsgänge haben eine Wand von Cylinderepithel. Die eigentlichen Drüsenzellen bilden eine einfache Lage von Epithelzellen, deren Höhe sehr wechselt; sie sind niedrig, wenn der Drüsengang mit Sekret gefüllt ist, kubisch oder cylindrisch bei leerem Drüsengang; in letzterem Falle enthalten sie zahlreiche Fetttropfen. Die Drüsenzellen gehen bei der Sekretion nicht zu Grunde, bilden also nur das Sekret und sondern es ab.

In den ersten Tagen nach der Geburt finden sich in der Milch die sogenannten Kolostrumkörperchen, kernhaltige Zellrudimente mit vielen Fetttröpfchen.

Das Nervensystem hat Einfluß auf die Milchsekretion, denn durch Gemütsbewegungen kann Menge und Beschaffenheit der Milch verändert werden. Die Angaben über sekretorische Nerven sind aber noch widersprechend.

Die Nahrung hat Einfluß auf Menge und Zusammensetzung der Milch. Reichliche Eiweißnahrung vermehrt den Eiweiß- und Fettgehalt, Kohlehydratnahrung den Milchzuckergehalt der Milch. Fettnahrung dagegen steigert den Fettgehalt der Milch nicht. Kaseïn und Milchzucker müssen erst in der Milchdrüse gebildet werden, denn sie kommen im Blute nicht vor.

Häufige Entleerung der Milch aus der Drüse durch Anlegen des Säuglings oder durch Melken steigert die Milchsekretion.

Kapitel VIII. Nahrung.

§ 1. Nahrungsstoffe.

Nahrungsstoffe sind Stoffe, die der Körper aufnehmen muß, um sich auf seinem materiellen Bestand zu erhalten, d. s. also Stoffe, aus denen er die durch die Lebensprocesse veränderten oder verbrauchten Bestandteile neubilden, ergänzen und ersetzen kann.

Die Nahrungsstoffe werden eingeteilt in:

1. Kraftlose, d. s. Nahrungsstoffe, die dem Körper keine zu seinen Leistungen verwertbare Kraft zuführen (Wasser, Salze).

2. Kraftliefernde, d. s. spannkraftreiche Substanzen, die bei ihrer physiologischen Verbrennung dem Körper die Kraft zu seinen Leistungen liefern, und zwar:

a) stickstoffhaltige: Eiweiß;

b) stickstofffreie: Kohlehydrate und Fette.

Die kraftliefernden Nahrungsstoffe pflegt man auch Nahrungsstoffe in engerem Sinne zu nennen.

Zu den kraftliefernden Nahrungsstoffen gehört streng genommen auch der eingeatmete Sauerstoff, weil nur durch die chemische Vereinigung der genannten kraftliefernden Stoffe mit dem Sauerstoff die chemischen Spannkräfte frei werden, die den Organismus zu seinen Leistungen befähigen.

Das eingeführte **Wasser** dient zum Ersatz des durch die Sekrete, den Kot und die Exspirationsluft ausgeschiedenen Wassers. Das im Körper selbst durch Verbrennung der wasserstoffhaltigen organischen Substanzen entstehende Wasser (etwa 350 cm^3 in 24 Stunden) kann nur einen kleinen Teil dieses Wasserverlustes decken, da der erwachsene Mann hiezu täglich 2—2 5 Liter Wasser bedarf. Die Größe des Wasserbedarfs richtet sich nach der Größe der Wasserabgabe durch Harn, Schweiß und Exspirationsluft.

Die zur Ernährung nötigen **Salze** ersetzen zum Teil die aus den Gewebsflüssigkeiten durch die Ausscheidungsorgane entfernten Salze, zum Teil aber beteiligen sie sich auch am Aufbau gewisser organischer Substanzen (Nucleïne, Hämoglobin). Zu den Nährsalzen gehören:

Alkaliphosphate, sind beteiligt beim Aufbau der Gewebe. Nur bei Gegenwart von Kaliumphosphat kann sich die Zellsubstanz regenerieren.

Calcium- und Magnesiumphosphat, dienen hauptsächlich zum Aufbau des Skeletts.

Eisensalze, dienen zur Bildung des roten Blutfarbstoffs.

Der Bedarf an Eisen scheint allerdings in der Regel durch organisch gebundenes Eisen (eisenhaltige Nucleoproteïde), das zusammen mit den anderen Nahrungsstoffen in den Nahrungsmitteln vorkommt, so vollständig gedeckt zu werden, daß daneben ein Bedarf an Eisensalzen nicht mehr besteht.

Die bisher genannten Nährsalze sind schon in den gewöhnlich aufgenommenen Nahrungsmitteln in hinreichender Menge enthalten,

so daß sie der Nahrung nicht besonders zugesetzt werden müssen. Anders verhält sich in dieser Hinsicht das

Kochsalz, das nicht nur zum Ersatz des aus den Körperflüssigkeiten an die Sekrete abgegebenen Kochsalzes dient, sondern zugleich ein Genußmittel (siehe S. 100) ist, und deshalb in größerer Menge aufgenommen wird, als dem eigentlichen Kochsalzbedarf entspricht. Kochsalz wird der Nahrung zugesetzt. Die durchschnittliche Kochsalzzufuhr für einen erwachsenen Mann beträgt etwa 17 g, der eigentliche Kochsalzbedarf dagegen nur etwa 2 g.

Das Bedürfnis der Kochsalzaufnahme ist bei Völkerschaften, die Vegetarier sind (Neger), größer, als bei Fleisch essenden Völkern (Samojeden, Tungusen). Die Ursache dieser Erscheinung wird gesucht in dem großen Gehalt der Vegetabilien an Kalisalzen. Das kohlensaure Kalium geht im Körper mit dem Chlornatrium eine Umsetzung ein, so daß Natriumkarbonat und Chlorkalium entsteht. Das Blut sucht sich dieser Substanzen durch die Nieren zu entledigen. So würde durch die Kalisalze die Ausfuhr von Chlor und Natrium gesteigert werden und es müßte in der Nahrung mehr Chlor und Natrium aufgenommen werden.

Die Nährsalze ersetzen nicht nur die gleichartigen Salze des Körpers, sondern sie dienen auch zur Bildung anderer im Organismus vorhandener Salze, die nicht als solche in der Nahrung aufgenommen werden (z. B. der Alkalikarbonate).

Anhaltender Mangel an Salzen in der Nahrung (Salzhunger) bei sonst ausreichender Ernährung bewirkt nach einiger Zeit den Tod.

Von den brennbaren Nahrungsstoffen dient das **Eiweiss** zum Ersatz des bei der physiologischen Verbrennung zerstörten Körpereiweiß. Es gibt keine andere stickstoffhaltige organische Substanz, die dem Körper zugeführt ihn auf seinem Eiweißbestand zu erhalten vermag, außer Eiweiß selbst. Das Eiweiß ist daher die zur Gewebsbildung unbedingt notwendige Substanz. Aber nicht einmal alle Eiweißstoffe sind dazu im stande, denn die Albuminoïde (Leim) können das Eiweiß des Körpers nicht vollständig ersetzen. Im übrigen scheinen die verschiedenen echten Eiweißstoffe (Proteïne, Proteïde, Proteosen) für den Ersatz des Körpereiweiß bei der Ernährung alle gleichwertig zu sein. Jedenfalls ist es nicht notwendig, daß dieselben Eiweißarten, die sich im Körper finden, auch in der Nahrung zugeführt werden. So entsteht z. B. Hämoglobin und Nucleïn im Körper zweifellos aus anderen Eiweißstoffen durch Verbindung mit Eisen oder Phosphorsäure. Die Albuminoïde des Körpers entstehen übrigens auch aus den echten Eiweißstoffen, nicht etwa aus den Albuminoïden der Nahrung.

Das Eiweiß enthält sämtliche, zum Ersatz der organischen Substanzen des Körpers nötigen Elemente, Fette und Kohlehydrate nur einen Teil, nämlich nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Deshalb müßte das Eiweiß allein genügen, den Bedarf des Körpers an brennbaren Nahrungsstoffen zu decken. Tatsächlich kann man die Fleischfresser mit Eiweiß allein ernähren. Der Mensch und die Pflanzenfresser lassen sich freilich nicht auf die Dauer nur mit Eiweiß ernähren, weil so viel Eiweiß, wie dem Nahrungsbedürfnis entspricht, nicht verdaut werden kann.

Die **Fette** und **Kohlehydrate** dienen als Brennmaterial, das dem Körper Kraft zur Wärmebildung und Arbeitsleistung liefert. Die gleiche Bedeutung kommt im Stoffwechsel auch dem Leim zu. Man nimmt vielfach an, daß das Fett vorwiegend der Wärmebildung, die Kohlehydrate der Arbeitsleistung dienen, doch besteht in dieser Hinsicht wohl kein durchgreifender Unterschied zwischen beiden.

Da die Ernährung mit Eiweiß allein wenigstens theoretisch möglich ist, so kann man die Größe des **Nahrungsbedürfnisses** an kraftliefernden Nahrungsstoffen angeben durch die zur Ernährung nötige Menge Eiweiß. Für einen Mann von 70 kg Gewicht müßte diese Menge täglich etwa 700 g betragen.

Ein Teil dieses Nahrungsbedürfnisses muß durch Eiweiß gedeckt werden. Dieser Teil heißt **unentbehrliches Eiweiss**; er beträgt etwa 70 g täglich. Man hat wohl beobachtet, daß der Körper mit viel weniger Eiweiß auskam (40 g täglich), indes erstreckten sich solche Versuche nur über sehr kurze Zeit, so daß es doch fraglich ist, ob der Körper auf die Dauer mit so wenig Eiweiß auskommen würde.

Der nach Abzug des unentbehrlichen Eiweiß verbleibende Rest des Nahrungsbedürfnisses kann durch Eiweiß, Leim, Fett oder Kohlehydrate oder Mischungen aus diesen Stoffen gedeckt werden. Das Verhältnis, in dem sich die Nahrungsstoffe hier gegenseitig vertreten können, ist geregelt nach dem Gesetz der Isodynamie, welches aussagt, daß solche Mengen der verschiedenen brennbaren Nahrungsstoffe als gleichwertig zu erachten sind, die bei ihrer physiologischen Verbrennung gleiche Kraftmengen liefern (siehe Kapitel XIII). In dieser Hinsicht sind an Kraftmenge gleich zu setzen:

2,3 g Eiweiß = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrat.

Vor einer übertrieben schematischen Anwendung des Gesetzes der Isodynamie in der praktischen Ernährungslehre muß freilich gewarnt wer-

den, da das Eiweiß sich doch in mancher Hinsicht im Stoffwechsel anders verhält, als Fett und Kohlehydrat (siehe Kapitel XII).

Als tägliches Kostmaß ist erforderlich für

den ruhenden Mann:	100 g Eiweiß,	60 g Fett,	400 g Kohlehydrat
die ruhende Frau:	90 g „	40 g „	350 g „
den arbeitenden Mann:	130 g „	100 g „	500 g „

Bei alten Leuten und bei Kindern ist das absolute Nahrungsbedürfnis geringer. Berechnet man dagegen das Nahrungsbedürfnis für 1 kg Körpergewicht, so ergeben sich für Kinder größere Zahlen, als für Erwachsene, erstens weil dem wachsenden Organismus relativ mehr Nahrung zugeführt werden muß, als dem erwachsenen, zweitens, weil der Stoffverbrauch bei Kindern relativ größer ist, als bei Erwachsenen, da die wärmeabgebende Körperoberfläche im Verhältnis zur wärmeproducierenden Körpermasse bei Kindern größer ist (siehe Kapitel XIII).

Es ergibt sich für 1 kg des Körpers ungefähr:

im 2 — 6. Jahre:	3,7 g Eiweiß,	3,0 g Fett,	10,0 g Kohlehydrat
im 7.—15. „	2,8 g „	1,5 g „	9,0 g „
bei Erwachsenen:	1,6 g „	0,8 g „	8,0 g „

Außer den Nahrungsstoffen nehmen wir noch manche Stoffe auf, die zwar zur Erhaltung des Körperbestandes nicht notwendig sind, die aber doch physiologische Bedeutung haben. Es sind das die **Genussmittel**. Diese enthalten Substanzen von specifischem Geschmack und Geruch, die auf das Nervensystem anregend wirken, die Verdauungstätigkeit, den Kreislauf fördern u. dergl. Hieher gehören die Gewürze, ferner gewisse Alkaloide (Coffeïn im Tee und Kaffee, Theobromin im Kakao, Nikotin im Tabak).

Einige andere organische Stoffe (z. B. Pflanzensäuren, viele Alkohole) werden, wenn sie dem Körper einverleibt werden, ebenfalls in zweckmäßiger Weise verbrannt und sind deshalb auch als kraftliefernde Nahrungsstoffe anzusehen, wenn ihre Einfuhr in den Körper auch nicht notwendig ist. Was speciell den Aethylalkohol anlangt, so wird dessen Bedeutung als Nahrungsstoff dadurch beeinträchtigt, daß er ein heftiges Gift ist und bei häufigem Genuß krankhafte Veränderungen fast aller Organe bewirkt.

§ 2. Nahrungsmittel.

Die Nahrungsmittel sind die von der Natur uns gebotenen Gemische von Nahrungsstoffen. Sie werden eingeteilt in

1. Nahrungsmittel aus dem Tierreich;
2. Nahrungsmittel aus dem Pflanzenreich.

Die Zusammensetzung der Hauptrepräsentanten von Nahrungsmitteln ergibt sich aus der folgenden Tabelle:

Procentische Zusammensetzung einiger Nahrungsmittel.

I. Animalische Nahrungsmittel.

	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Wasser	Salze	Holzfaser
Mageres Ochsenfleisch	**20,0**	1,5	0,9	76,6	1,0	—
Fettes Schweinefleisch	**14,5**	**37,5**	0,6	46,4	1,0	—
Schellfischfleisch . .	**17,0**	0,5	—	81,0	1,5	—
Salmfleisch	**21,5**	**12,5**	—	64,5	1,5	—
Frauenmilch	**2,5**	**4,0**	**6,0**	87,0	0,5	—
Kuhmilch	**3,5**	**4,0**	**4,0**	87,8	0,7	—
Eier	**12,5**	**12,0**	—	74,5	1,0	—

II. Vegetabilische Nahrungsmittel.

	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Wasser	Salze	Holzfaser
Leguminosen (Bohnen)	**24,5**	2,0	**52,0**	12,0	3,5	6,0
Reis	**6,5**	1,0	**75,0**	12,5	1,0	4,0
Feines Weizenmehl .	**10,0**	1,0	**74,0**	14,2	0,5	0,3
Roggenmehl	**11,5**	2,0	**69,5**	14,0	1,5	1,5
Weizenbrot	**7,0**	0,5	**52,5**	38,7	1,0	0,3
Roggenbrot	**6,0**	0,5	**49,0**	43,0	1,0	0,6
Kartoffel	2,0	0,2	**20,7**	75,8	1,0	1,0
Kohl	2,5	0,5	**10,5**	84,0	1,0	1,5
Spargel	2,0	0,3	2,5	89,0	0,5	1,0
Obst	0,5	—	**10,0**	85,0	0,5	4,0

Im allgemeinen enthalten die animalischen Nahrungsmittel vorwiegend Eiweiß und Fett. Mageres Fleisch besteht fast nur aus Eiweiß und kann daher praktisch als reine Eiweißnahrung angesehen werden. Butter ist fast reines Fett. Von den animalischen Nahrungsmitteln kommt nur der Milch, sowie der Leber eine nennenswerte Menge Kohlehydrat zu (Milchzucker, resp. Leberglykogen).

Die Vegetabilien enthalten dagegen vorwiegend Kohlehydrate, aber meistens wenig oder gar kein Fett. Eiweiß kommt in allen Vegetabilien vor, in den Leguminosen sogar in beträchtlichen Mengen.

Im einzelnen ist über die Nahrungsmittel noch folgendes zu sagen:

Fleisch nennt man die Muskeln. Diese bestehen aus den eigentlichen Muskelfasern und dem Bindegewebe; erstere enthalten echte Eiweißstoffe, letzteres leimgebende Substanz. Je nach dem Verhältnis der Menge der Fasern und des Bindegewebes richtet sich der wirkliche Eiweißwert des Fleisches.

Der Fettgehalt des Fleisches ist je nach dem Grade der Mästung sehr verschieden.

Die Art der Zubereitung des Fleisches (Kochen, Braten etc.) ist für die Bedeutung des Fleisches als Nahrungsmittel gleichgültig. Auch das gekochte Fleisch (Suppenfleisch) hat noch fast denselben Nährwert, wie das rohe oder gebratene, es ist nur weniger schmackhaft, weil ihm die geschmackverleihenden Extraktivstoffe entzogen sind. Der Fleischbrühe kommen (abgesehen von den auf ihr schwimmenden Fettaugen und etwas Leim) keine kraftliefernden Nahrungsstoffe zu; man darf sie daher nicht „Kraftbrühe" nennen. Sie enthält aber außer den Salzen (Kaliumphosphat) die Extraktivstoffe (Kreatin, Xanthin), die ihr den angenehmen Geschmack und anregende Wirkung verleihen. Sie ist nur Genußmittel.

Außer Muskelfleisch werden auch andere tierische Organe genossen, sie enthalten auch hauptsächlich Eiweiß und Leim.

Die **Frauenmilch** enthält mehr Zucker, aber weniger Eiweiß und weniger Salze, als die **Kuhmilch**. Um die Kuhmilch der Frauenmilch ähnlich zu machen — was für die Säuglingsernährung erforderlich ist — wird Wasser und Milchzucker zugesetzt.

Das Eiweiß der Milch ist vorwiegend Kaseïn. Das Kaseïn der Kuhmilch gerinnt durch Lab in gröberen, derberen, den Verdauungssäften weniger leicht zugängigen Flocken, während das der Frauenmilch feinflockig ausfällt; deshalb vertragen Säuglinge oft die Kuhmilch nicht. Die Verschiedenheit der Fällung ist nicht etwa durch chemische Verschiedenheiten der Kaseïne bedingt, sondern durch Verschiedenheiten im Gehalt der Milch an Kalksalzen.

Aus den Kalksalzen der Milch wird das Skelett des wachsenden Organismus aufgebaut.

Der beim Stehen der Milch nach oben steigende oder auch durch Centrifugieren zu erhaltende Rahm (Fettkügelchen) liefert die **Butter**; die Aufbutterung geschieht durch Schlagen des Rahms, wobei die um die Fettkügelchen befindlichen Kaseïnhüllen gesprengt werden, so daß die Fettkügelchen zusammenfließen können.

Ungesalzene Butter besteht hauptsächlich aus Fett (90%, Glyceride vorwiegend der Oel-, Palmitin-, Stearinsäure, in geringer Menge auch der Butter-, Capron- und Caprylsäure); sie enthält 8% Wasser und 2% Kaseïn, Milchzucker und Salze. Die bei der Buttergewinnung zurückbleibende Magermilch oder Buttermilch darf noch als gutes Nahrungsmittel angesehen werden, weil sie noch das Eiweiß (3—4%) und den Zucker (4%) enthält.

Wird Milch durch Lab zur Gerinnung gebracht, so entsteht der **Käse** (Kaseïngerinnsel); die zurückbleibende Milchflüssigkeit heißt Molke. Der Käse schließt mitgerissene Fettkügelchen ein; er macht, nachdem die Molke ausgepreßt ist, einen fäulnisartigen Proceß durch: das „Reifen" des Käses. Dabei wird das Eiweiß teils peptonisiert, teils in Aminosäuren zersetzt; daneben werden Fettsäuren frei. Käse ist ein gutes Nahrungsmittel, weil er viel Eiweiß und Fett enthält. Der Fettkäse enthält 25% Eiweiß und 30,5% Fett, der Magerkäse 34,0% Eiweiß und 11,5% Fett.

Eierweiß enthält nur Eiweiß, Eigelb außer Eiweiß (Vitellin) hauptsächlich Fett, Lecithin und Cholesterin.

Die Vegetabilien enthalten alle eine Substanz, die in den animalischen Nahrungsmitteln nicht vorkommt, das ist die Holzfaser oder **Cellulose**. Diese wird im menschlichen Darm schwer oder gar nicht verdaut. Sie regt aber die peristaltischen Bewegungen des Darms an, wahrscheinlich durch mechanische Reizung der Darmmuskulatur; daher kommt es, daß Vegetabilien schneller durch den Darm hindurch bewegt werden, als animalische Nahrungsmittel. In Cellulosehüllen sind die eigentlichen Nahrungsstoffe der Vegetabilien eingehüllt und daher den Verdauungssäften nicht direkt zugängig. Durch die Zubereitung der pflanzlichen Nahrung (Mahlen, Kochen, Backen) werden die Cellulosekapseln gesprengt, und so die Nahrungsstoffe den Verdauungssäften besser zugängig gemacht.

Das pflanzliche Eiweiß ist dem tierischen hinsichtlich seiner Bedeutung als Nahrungsstoff vollständig gleichwertig. Die Kohlehydrate sind in den Vegetabilien meistens als Stärke, weniger als Zucker (Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker, Malzzucker) vorhanden. Durch die Zubereitung (Kochen) erleidet die Stärke schon Veränderungen (Quellung), die ihre Verdaulichkeit erhöhen.

Die Nahrungsstoffe der **Cerealienfrüchte** oder Getreidekörner werden durch mechanische Zerkleinerung (Mahlen) in Mehl verwandelt und durch besondere Siebvorrichtungen von ihren Cellulosehüllen befreit, welch letztere als Kleie abfallen.

Je mehr Kleie das Mehl enthält, umso eiweißreicher ist es, da die eiweißreichste Schicht des Getreidekornes unmittelbar unter der Cellulosehülle liegt. Das Mehl dient zur Herstellung von Backwerk (Brot etc.); es verdankt seine Eigenschaft zu „backen“ einem Eiweißstoff, dem „Kleber“. Der Zusatz des hefehaltigen Sauerteigs zum Brotteig dient dazu, durch Zuckergärung Kohlensäuregas zu bilden, das den Teig auflockert. Zu manchen Broten (Schwarzbrot, Grahambrot) wird absichtlich kleienreiches Mehl verwendet, weil die Cellulose der Kleie die Darmperistaltik fördert und so Darmverstopfung verhütet.

Die **Hülsenfrüchte** (Leguminosen) sind durch einen hohen Gehalt an Eiweiß ausgezeichnet. Sie enthalten keinen Kleber, können daher nicht zum Backen verwendet werden, dafür aber einen anderen Eiweißkörper, das Legumin, das, mit kalkhaltigem Wasser gekocht, unlöslichen Leguminkalk bildet. Daher muß man die Leguminosen mit kalkarmem (weichem) Wasser kochen, weil sie sonst hart bleiben.

Die Wurzelgewächse, Gemüse, Kräuter, Salate, Obst sind sehr wasserreich und müssen deshalb in großer Menge aufgenommen werden, wenn sie einen Nähreffekt haben sollen. Sie eignen sich deshalb nicht zu Hauptspeisen, sondern nur als Beigaben zu anderen, weil ihre alleinige Zufuhr ein zu großes Volum der Speisen bedingen würde. Als Zuspeisen haben sie wegen ihrer Schmackhaftigkeit die Bedeutung der Genußmittel; ferner führen sie dem Körper die für die Darmperistaltik wichtige Cellulose zu.

Die Antwort auf die Frage, ob der Mensch in seiner Nahrung die animalischen oder die vegetabilischen Nahrungsmittel bevor-

zugen soll, ergibt sich aus der Stellung, die dem Menschen im Tierreiche zukommt. Ihrer Ernährungsweise nach sind die Tiere einzuteilen in Fleischfresser (Carnivoren) und Pflanzenfresser, letztere zerfallen in Fruchtfresser (Fructivoren) und Krautfresser (Herbivoren).

Der Bau der Verdauungsorgane zeigt bei den verschiedenen Tieren Verschiedenheiten, die zu der Art der Ernährung in Beziehung stehen. Das Gebiß der Carnivoren ist charakterisiert durch die zum Zerreißen und Zerschneiden der Nahrung dienenden höckrigen Backzähne, sowie durch die großen Eckzähne, das Gebiß der Herbivoren hat keine Eckzähne und seine schmelzfaltigen Backzähne sind zum Zerreiben der Nahrung eingerichtet. Bei Carnivoren ist die Länge des Darmkanals etwa das Fünffache der Körperlänge (vom Munde zum After gerechnet), bei Herbivoren mehr als das Zwanzigfache; die große Länge des Darmkanals der Herbivoren hat den Zweck, die durch die Cellulose bewirkte schnellere Bewegung der Speisen im Darm zu kompensieren durch die größere Darmlänge, da sonst die Nahrungsmittel zu kurze Zeit im Darme bleiben und zu wenig ausgenutzt werden würden. Der Bau der Verdauungsorgane der Fructivoren steht in der Mitte zwischen dem der Carnivoren und der Herbivoren.

Der Mensch steht hinsichtlich des Baus der Verdauungsorgane am nächsten den Affen, die zu den Fructivoren gehören. Die natürliche Nahrung des Menschen sind also Früchte, und tatsächlich ernähren sich die Menschenrassen, die in den Tropen wohnen, fast ausschließlich von Früchten. Die Bewohner gemäßigter Zonen sind aber dazu übergegangen, auch Fleisch zu verzehren, weil in den kälteren Zonen Früchte nicht zu jeder Jahreszeit in ausreichenden Mengen zu erhalten waren, und weil dort ein größeres Bedürfnis zur Aufnahme von Fett vorliegt, das nur aus den animalischen Nahrungsmitteln leicht in größeren Mengen zu erhalten ist. Das Fleisch darf aber unter keinen Umständen in der Nahrung bevorzugt werden, weil die Nahrung sonst zu wenig Kohlehydrate enthalten würde. Am zweckmäßigsten ernährt sich der Mensch in unseren Zonen von einer Nahrung, die etwa zu $^1/_3$ aus tierischen, zu $^2/_3$ aus pflanzlichen Nahrungsmitteln besteht.

Mit ausschließlicher Pflanzennahrung kann sich zwar der Mensch ernähren, wie der Vegetarismus zeigt. Indes liegen keine stichhaltigen Gründe vor, die für den vollständigen Ausschluß der Fleischnahrung sprechen. Alleinige Fleischnahrung verträgt der Mensch auf die Dauer nicht, weil sie Verdauungsstörungen bewirkt.

Da viele der von der Natur uns gebotenen Nahrungsmittel geruch- und geschmacklos sind, werden sie gewürzt. Die physiologische Bedeutung der Würzstoffe liegt darin, daß sie die Sekretion der Verdauungssäfte und dadurch die Verdauung fördern und die Eßlust anregen.

Von den Getränken, die vorwiegend Genußmittel sind (Kaffee, Tee, Kakao, alkoholische Getränke), kommt dem Kakao auch die Bedeutung als Nahrungsmittel zu, weil er viel Eiweiß (12%), Kohlehydrate (13%) und Fett (bei nicht entfettetem Kakao 49%) enthält. Das Bier enthält zwar auch Nahrungsstoffe (Eiweiß bis zu 0,8%, Kohlehydrate 5—6%), kann

aber nicht als Nahrungsmittel in Betracht kommen, weil bei Aufnahme erheblicher Mengen die schädliche Wirkung des Alkohols zu sehr in den Vordergrund tritt und überdies der Preis des Bieres im Vergleich zu seinem Nährwert viel zu hoch ist.

Die Triebe zum Essen und Trinken werden von den Organempfindungen Hunger und Durst hervorgebracht (siehe Kapitel XXVI).

Kapitel IX. Verdauung der Nahrungsstoffe.

Bei der Verdauung erleiden die meisten Nahrungsstoffe Veränderungen ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften, wodurch sie erst zur Resorption in das Blut und zur Assimilation geeignet werden. Nur wenige Nahrungsstoffe nämlich, z. B. Wasser, Salze, Traubenzucker, können ohne weiteres Bestandteile unseres Körpers werden, während gerade die wichtigsten Nahrungsstoffe, Eiweißstoffe, Fette und viele Kohlehydrate nicht in der von der Natur uns gebotenen Form aufgenommen werden können.

Der eigentlichen Verdauung geht voraus eine mechanische Zerkleinerung der festen Nahrungsmittel durch Beißen und Kauen.

Die Verdauung selbst wird bewirkt durch die Verdauungsfermente, welche die großen Moleküle der nativen Nahrungsstoffe hydrolytisch spalten in kleinere Moleküle und auflösen. So werden Eiweißstoffe in Proteosen, Stärke in Zucker, Fette in Fettsäure und Glycerin gespalten.

Die Organe, in denen die Verdauung vor sich geht, bilden den Verdauungsschlauch (Tractus intestinalis); er setzt sich zusammen aus Mund und Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Dickdarm.

§ 1. Mundverdauung.

1. Mechanische Veränderungen der Speisen im Munde.

Die mechanischen Vorgänge im Munde bestehen in Beißen, Kauen, Saugen.

Das **Beissen** bezweckt die Abtrennung geeigneter Stücke von festen Nahrungsmitteln.

Das Abgebissene, der Bissen, wird durch das **Kauen** zerkleinert, mehr oder weniger zu einem Brei zerrieben und mit dem schleimhaltigen Mundspeichel durchtränkt, so daß er weich, schlüpfrig und so zum Schlucken geeignet wird.

Beim Beißen und Kauen wird die untere Zahnreihe gegen die obere, d. h. der Unterkiefer gegen den Oberkiefer bewegt.

Der Unterkiefer wird gehoben (gedreht um eine durch seine beiden Gelenke gehende horizontale Achse) vom Musculus masseter, Temporalis, Pterygoideus internus beiderseits, herabgezogen vom Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus. Beim Herabziehen muß das Zungenbein festgestellt sein, was durch Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus und Sternothyreoideus geschieht.

Der Unterkiefer wird in horizontaler Richtung nach vorne verschoben durch beide Pterygoidei externi, nach links durch den rechten Pterygoideus externus, nach rechts durch den linken Pterygoideus externus.

Der Bissen wird beim Kauen und Zermalmen durch den Buccinator außen und die Zunge innen zwischen den Zähnen festgehalten.

Die Zunge wird durch den Genioglossus nach unten und vorn (Herausstrecken), durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen.

Der Zungenkörper besteht aus vertikalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Kombination der Kontraktionen dieser Fasern kommen die mannigfachen Gestaltveränderungen der Zunge zu stande.

Das **Saugen** dient der Aufnahme von flüssiger Nahrung. Es wird dabei ein negativer Druck in der Mundhöhle erzeugt und dadurch die aufzunehmende Flüssigkeit angesaugt.

Das Saugen geschieht in zweierlei Art:

a) entweder dadurch, daß nach Abschluß der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle (durch Erhebung des weichen Gaumens) ein Inspirationszug gemacht wird,

b) oder dadurch, daß die Mundhöhle gegen die Rachenhöhle durch Andrücken des hinteren Zungenteils an den Gaumen abgeschlossen und danach der Unterkiefer gesenkt und die Zunge vorne herabgezogen wird (reines Mundsaugen).

Der negative Druck in der Mundhöhle kann beim reinen Mundsaugen bis auf 700 mm Quecksilbersäule unter Atmosphärendruck gebracht werden.

2. Chemie der Mundverdauung.

Der Mundverdauung unterliegt von den Nahrungsstoffen nur die Stärke. Diese wird in gequollenem Zustande durch das Ferment des Speichels, das Ptyalin oder die tierische Diastase, in Zucker gespalten.

Die tierische Diastase unterscheidet sich von der pflanzlichen, dem saccharificierenden Ferment der keimenden Gerste, dadurch, daß erstere bei einer Temperatur von 40°, letztere bei 60° am stärksten saccharificierend wirkt.

Das Ptyalin ist ein Körper von eiweißartiger Zusammensetzung. Es kann gewonnen werden zu Verdauungsversuchen durch Extraktion frischer oder getrockneter Speicheldrüsen mit Wasser oder Glycerin.

Das Ptyalin wirkt am besten in sehr schwach saurer Lösung. Durch Alkalien und durch größere Mengen von Säuren wird das Ptyalin unwirksam gemacht oder gar zerstört. Temperaturen über 60° zerstören das Ptyalin.

Bei der Verdauung der Stärke durch das Ptyalin wird hauptsächlich Maltose und nur wenig Traubenzucker gebildet. Nach neueren Angaben soll diese kleine Menge Traubenzucker nicht durch das Ptyalin direkt aus Stärke, sondern durch ein zweites Speichelferment, die Maltase, aus der Maltose gebildet werden. Ptyalin selbst würde demnach nur Maltose bilden.

Bei der Bildung der Maltose aus Stärke tritt eine Anzahl Zwischenprodukte auf, die man Dextrine nennt. Diese Dextrine unterscheiden sich voneinander durch ihr Verhalten gegen Jod und werden, je nachdem sie sich mit Jod blau, rot oder gar nicht färben, Amylo-, Erythro- und Achroodextrin genannt.

Bei Fleischfressern enthält der Speichel kein Ptyalin; hier hat er also nur die Aufgabe, trockene Bissen feucht und schlüpfrig zu machen. Im Wasser lebende Säuger, die keine trockene Nahrung aufnehmen müssen, haben gar keine Speicheldrüsen.

Der Speichel dient überdies zum Feucht- und Reinhalten der Mundhöhle.

3. Der Schluckakt.

Durch das Schlucken oder Schlingen wird die gekaute Speise in den Magen befördert.

Der Bissen wird von dem vorderen Teile der Zunge am harten Gaumen entlang hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben. Durch Reizung der dort in der Schleimhaut endigenden sensiblen Nerven löst er einen Reflex aus, der zu einer kräftigen Kontraktion der Musculi mylohyoidei und hyoglossi führt. Dadurch wird die Schluckmasse nach hinten in den Pharynx gedrängt.

Damit die Schluckmasse nur nach hinten entweicht, muß die Rachenhöhle gegen den Mund, die Nase und den Kehlkopf abgeschlossen sein. Das geschieht so:

Den Verschluß gegen die Mundhöhle bildet der hintere Teil der Zunge, der dem harten Gaumen anliegt, zusammen mit den ihm dicht anliegenden vorderen Gaumenbögen.

Der Verschluß des Rachens gegen die Nase erfolgt durch Hebung des weichen Gaumens (vom Levator palati mollis bewirkt), Vordrängen der hinteren Rachenwand (durch den Constrictor pharyngis superior) und Annäherung der beiden hinteren Gaumenbögen zur Medianlinie hin.

Der Verschluß gegen den Kehlkopf hin geschieht dadurch, daß der Mylo- und Geniohyoideus, sowie der Digastricus den Kehlkopf so hoch heben, daß Zungenwurzel und Kehldeckel den Kehlkopfeingang verdecken.

Der bisher beschriebene erste Teil des Schluckakts erfolgt mit solcher Kraft, daß die Schluckmasse oft schon dadurch allein bis zur Cardia befördert wird; das geschieht besonders bei flüssigen und weichen Speisen. Nur feste und zu trockene Speisen bleiben zunächst noch im Rachen und Anfangsteil der Speiseröhre liegen und werden von da weiter abwärts befördert erst durch den zweiten Teil des Schluckakts.

Der zweite Teil des Schluckakts, der sich an den ersten anschließt, besteht in einer peristaltischen Bewegung, d. h. in einer von oben her beginnenden und nach unten fortschreitenden Einschnürung erst des Rachens (bewirkt durch die Constrictores pharyngis), dann des Oesophagus (Kontraktion der Ringmuskeln). Die nacheinander sich einschnürenden Teile des Rachens und Oesophagus schieben dabei die Schluckmasse vor sich her.

Der Uebergang der Kontraktion von Querschnitt zu Querschnitt im Oesophagus geschieht nicht durch direkte Erregungsleitung in der Muskulatur, sondern wird vom Centralnervensystem aus vermittelt, denn bei einem durchschnittenen Oesophagus erfolgt die Kontraktion auch noch in dem unteren Stück, nachdem sie im oberen abgelaufen ist.

Die Innervation der Muskeln der Mund- und Rachenhöhle geschieht:
1. Vom 3. Ast des Trigeminus: Masseter, Temporalis, Pterygoideus internus und externus, Tensor palati mollis, Mylohyoideus, vorderer Bauch des Digastricus.
2. Vom Facialis: Gesichtsmuskeln. Buccinator, hinterer Bauch des Digastricus, Levator palati mollis, Azygos uvulae.
3. Vom Glossopharyngeus und Vagoaccessorius: Stylopharyngeus, Constrictores pharyngis. Oesophagusmuskeln.
4. Vom Hypoglossus: Sämtliche Zungenmuskeln einschließlich des Geniohyoideus und Thyreohyoideus.

Die nervösen Centren, von denen aus der Kau-, Saug- und Schluckakt ausgelöst wird, liegen im verlängerten Mark (siehe auch Kapitel XVIII).

§ 2. Magenverdauung.

1. Magenbewegungen.

Die beiden Oeffnungen des Magens, Cardia und Pylorus, sind gewöhnlich durch die tonisch erregten Ringmuskeln verschlossen. Die Cardia öffnet sich durch Nachlaß des Tonus ihres Muskels jedesmal, wenn beim Schluckakt die peristaltische Kontraktion des Oesophagus am unteren Ende angekommen ist. Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um Teile des Mageninhalts in das Duodenum übertreten zu lassen.

Die Magenwand besteht aus zwei Teilen:

1. dem Fundus, der nur schwache Muskulatur besitzt,

2. dem Pylorusteil, Antrum pylori, der kräftig entwickelte Muskulatur hat. Der Fundus kann gegen den Pylorusteil abgeschlossen werden durch einen Ringmuskel an der Grenze beider Teile.

Entsprechend der Verteilung der Muskeln ist die Bewegung des Pylorusteils viel kräftiger als die des Fundus. Im Pylorusteil kann durch Kontraktion der Muskeln ein Druck bis zu 130 mm Quecksilbersäule hervorgerufen werden, im Fundus nur bis zu 35 mm.

Die Bewegungen des Fundus dienen dazu, die Weite des Magens dem jeweiligen Inhalte anzupassen, die Bewegungen des Pylorusteils dienen dagegen dazu, die in den Magen gelangten Speisen mit dem Magensaft zu vermischen und den Mageninhalt in das Duodenum zu entleeren.

Die Zeit des Aufenthaltes der Speisen im Magen ist sehr verschieden. Flüssige und weiche Speisen werden schon bald nach der Aufnahme in den Darm entleert, feste Speisen verweilen dagegen längere Zeit im Magen. 7—8 Stunden nach der Mahlzeit haben auch die letzten Reste der aufgenommenen Speisen den Magen verlassen.

Vom Magen werden noch Bewegungen ausgeführt, selbst wenn er ganz aus dem Körper ausgeschnitten ist. Die normale Erregung der Magenmuskulatur scheint daher von den in der Magenwand befindlichen Nervengeflechten auszugehen. Aber auch das Centralnervensystem beeinflußt die Magenbewegungen. Es gibt motorische und hemmende Nervenfasern für den Magen ab, die im Vagus und Sympathicus verlaufen und deren Centren in das verlängerte Mark, die Vierhügel und das Rückenmark verlegt werden.

Das **Erbrechen** besteht darin, daß der Mageninhalt nach Eröffnung der Cardia nach oben entleert wird. Es erfolgt hauptsächlich durch Kontraktion des Zwerchfells und der Bauchdeckenmuskeln, durch die der intraabdominale Druck so gesteigert wird, daß es zur Entleerung nach oben kommt. In geringem Grade ist auch der Pylorusteil des Magens beim Brechakt beteiligt.

Das Erbrechen wird hervorgebracht reflektorisch (Reizung der sensiblen Nerven der Magenwand durch abnormen Mageninhalt) oder durch Arzneistoffe, die direct auf das im verlängerten Mark gelegene Brechcentrum wirken, oder durch psychische Einflüsse (Ekel).

2. Chemie der Magenverdauung.

Der in den Magen gelangte Speisebrei unterliegt zunächst noch der weiteren Wirkung des Speichelfermentes, die durch die anfangs schwach saure Reaktion des Mageninhalts so begünstigt wird, daß manchmal der größte Teil der Stärke noch verdaut wird. Nach etwa einer Stunde wird durch die inzwischen erfolgte Sekretion des sauren

Magensaftes der Mageninhalt stark sauer und dadurch die Weiterwirkung des Ptyalins aufgehoben. Es beginnt jetzt die volle Wirkung des Magensaftes auf die eingeführten Nahrungsstoffe.

Die wirksamen Bestandteile des Magensaftes sind Pepsin, Salzsäure und Lab. Der Magensaft verdaut Eiweiß, invertiert Rohrzucker, bringt Milch zur Gerinnung, läßt aber Fette unverändert.

Gelegentlich im Magen beobachtete Fettverdauung ist durch Rückstauung von Pankreassaft bedingt.

a) Die Eiweißverdauung.

Die Eiweißverdauung beruht auf der Einwirkung der freien Salzsäure und des Pepsins und besteht darin, daß das Nahrungseiweiß in Albumosen und Peptone gespalten wird.

Die Rolle der **Salzsäure** bei der Eiweißverdauung ist eine doppelte:

Erstens bringt sie die eingeführten festen Eiweißkörper mehr oder weniger zur Quellung und erleichtert dadurch die spätere Einwirkung des Pepsins.

Zweitens bewirkt sie in Gemeinschaft mit dem Pepsin die eigentliche Spaltung des Eiweiß.

Die Salzsäure kann zwar schon für sich allein Eiweiß in Albumosen und Peptone spalten, aber nur in stärkerer Koncentration, bei Siedetemperatur oder bei längerer Wirkungszeit. Pepsin ohne Säure kann das Eiweiß unter keinen Umständen spalten.

Die Salzsäure ist daher vielleicht die eigentlich spaltende Substanz des Magensaftes, während das Pepsin das Eiweiß spaltbar macht, also nur die Wirkung der Säure unterstützt. Die Wirkung der Salzsäure auf das Eiweiß ist aber keine fermentartige, wie z. B. bei der Verzuckerung der Stärke, wo dieselbe Menge Säure unbegrenzte Mengen Stärke zu spalten vermag, denn bei der Eiweißverdauung wird die Salzsäure verbraucht, indem sie sich mit den Verdauungsprodukten zu den sauer reagierenden Proteosenchlorhydraten verbindet und so unwirksam wird. Das Pepsin ist dagegen als Ferment unbegrenzt wirksam.

Das **Pepsin**, ein Ferment von eiweißartiger Zusammensetzung, wird durch Erhitzen, durch starken Alkohol und schon durch geringe Mengen von freiem Alkali zerstört. Letzteres erfolgt nicht bei Gegenwart von unverdautem Eiweiß, wahrscheinlich weil das Pepsin sich mit dem Eiweiß verbindet. Das Pepsin hängt sich nämlich an festes unverdautes Eiweiß an.

Um Pepsin zu Verdauungsversuchen zu gewinnen, wird Magenschleimhaut, besonders vom Fundus, mit Glycerin extrahiert oder mit 0,2 bis 0,4%iger Salzsäure digeriert.

Die bei der Pepsinverdauung des Eiweiß nacheinander auftretenden Spaltungsprodukte sind:

1. Neutralisationspräcipitat, fällbar durch Neutralisieren der Lösung. Unter den ersten Produkten der Pepsinverdauung, speciell von geronnenem Eiweiß, findet sich auch ein durch Hitze koagulierbares, das aber rasch weiter verdaut wird.
2. Primäre Albumosen, Protalbumose und Heteroalbumose.
3. Deuteroalbumose.
4. Peptone (siehe S. 31).

Bei der Pepsinverdauung wird nie alles Eiweiß vollständig peptonisiert; die Menge der entstandenen Peptone beträgt z. B. bei kristallisiertem Pferdeserumalbumin nur die Hälfte des ursprünglichen Eiweiß; der Rest bleibt Deuteroalbumose.

Bei sehr lange dauernder künstlicher Verdauung entstehen unter der Einwirkung des Pepsins aus den Peptonen noch Aminosäuren (siehe S. 32). Von physiologischer Bedeutung ist diese weitgehende Spaltung aber nicht wegen der relativ kurzen Zeit der Verdauung im Magen.

Die einzelnen Proteïne, auch die vegetabilischer Herkunft, liefern Proteosen, die voneinander nur wenig verschieden sind.

Die Proteïde werden durch Magensaft vorerst in ihre Komponenten gespalten, nachher wird das abgespaltene Eiweiß wie die Proteïne verdaut. Die Nucleïne werden durch den Magensaft nicht gelöst.

Von den Albuminoiden wird nur Kollagen durch Pepsin verdaut; es geht dabei unter Quellung vorerst in sein Hydrat, den Leim, über, aus dem durch hydrolytische Spaltung die den Proteosen ähnlichen Gelatosen (Leimpeptone) entstehen.

Der Verlauf der Eiweißverdauung durch Magensaft ist abhängig:

1. Von der Menge der freien Salzsäure. Am günstigsten wirkt bei künstlichen Verdauungsversuchen ein Gehalt von 0.2—0,4% an freier Salzsäure.

Die Acidität des Magensaftes ist kein Maß für die vorhandene freie Salzsäure, weil erstens der Magensaft freie organische Säure, besonders Milchsäure, enthalten kann, und zweitens auch die Proteosenchlorhydrate sauer reagieren (siehe S. 110). Freie Salzsäure im Magensaft ist nur das, was die Günzburgsche Reaktion gibt (siehe S. 80).

Wie künstliche Verdauungsversuche lehren, kann die Salzsäure auch durch andere Säuren vertreten werden, doch stehen alle der Salzsäure an Wirksamkeit nach. Die häufig im Magensaft vorkommende Milchsäure, entstanden durch Gärung aus Kohlehydraten, hat demnach auch verdauende Wirkung; sie ist aber kein normaler Bestandteil des Magensaftes, daher ist ihre Beteiligung an der Verdauung nur eine zufällige.

2. Von der Menge des Pepsins. Die Verdauungsintensität nimmt mit steigendem Pepsingehalt bis zu einer gewissen Grenze zu und zwar proportional der Quadratwurzel aus den Pepsinkoncentrationen.

3. Von dem Quellungsvermögen und der Art des zu verdauenden Eiweiß. Das stark quellungsfähige Fibrin wird rascher verdaut als das wenig quellende geronnene Hühnereiweiß, natives Eiweiß leichter als koaguliertes, tierisches leichter als pflanzliches.

4. Von der Temperatur. Der Magensaft wirkt am besten bei 37—40° C. Bei 0° verdaut er nicht mehr, bei 80° wird das Pepsin zerstört.

5. Von der Anwesenheit der Verdauungsprodukte.

Alle fermentativen hydrolytischen Processe werden durch die entstehenden und sich anhäufenden Produkte im weiteren Verlaufe verzögert und zuletzt gar sistiert. Bei der Pepsinverdauung muß allerdings die Menge der angehäuften Proteosen schon sehr groß sein, bis es zu einem völligen Stillstand der Verdauung kommt. Dieser Einfluß der Verdauungsprodukte kommt im Magen aber wohl kaum zur Geltung, weil die Produkte immer gleich weggeschafft werden.

Die Verdauungsprodukte können auch dadurch die Verdauung hindern, daß sie die Salzsäure chemisch binden und dadurch unwirksam machen, so daß es an freier Salzsäure mangelt. Zufuhr neuer Säure bringt in dem Falle die Verdauung wieder in Gang.

6. Salze können die Pepsinverdauung hemmen oder aufheben durch Verhinderung der Quellung oder durch Fällung des Pepsins. Letzteres bewirkt auch der Alkohol in stärkerer Koncentration.

Selbstverdauung des Magens. Wird ein Stück ausgeschnittener Magenschleimhaut mit 0,2%iger Salzsäure bei 40° digeriert, so verdaut es sich selbst. Daß in der Norm die Magenschleimhaut sich nicht selbst verdaut, wird dadurch erklärt, daß in den Zellen der Magenschleimhaut ein die Wirkung des Pepsins aufhebendes Antiferment enthalten ist.

b) Die Inversion des Rohrzuckers.

Der Rohrzucker wird im Magen invertiert, d. h. gespalten in Dextrose und Lävulose, und zwar durch die freie Salzsäure.

c) Die Gerinnung des Kaseïns.

Das Kaseïn der Milch gerinnt im Magen, bevor es verdaut wird. Die Gerinnung wird bewirkt durch das Lab oder Chymosin, durch welches das Kaseïn gespalten wird in Parakaseïn und Molkeneiweiß. Das Parakaseïn verbindet sich mit Kalk zu einer unlöslichen Verbindung, dem Käse, während das Molkeneiweiß gelöst bleibt. Für

die Kaseïngerinnung ist daher die Anwesenheit von löslichen Kalksalzen erforderlich, denn sie kann gehemmt werden durch Ausfällen der Kalksalze, z. B. mittels oxalsaurer Salze aus der Milch.

Das Lab, ein Ferment von unbekannter chemischer Zusammensetzung, ist nicht nur in saurer, sondern auch in neutraler und alkalischer Lösung wirksam.

Das Lab, das zur Käsebereitung benutzt wird, wird gewonnen durch Extraktion von Kälbermagen.

Ueber den Zweck der Milchgerinnung siehe S. 122.

Der Magensaft hat außer der bisher erwähnten Wirkung noch ganz besondere Bedeutung als desinficierendes Mittel, durch das krankheit- und fäulniserregende Mikroorganismen, die mit den Speisen in den Magen kommen, getötet und unschädlich gemacht werden. Diese Wirkung kommt vor allem der freien Salzsäure zu, aber auch den sauer reagierenden Verbindungen der Proteosen mit Salzsäure.

Wie Beobachtungen an Hunden und an operierten Menschen ergeben haben, kann auch nach Exstirpation des Magens die Ernährung noch vor sich gehen, wenn keimfreie Nahrung in kleinen Mengen öfters verabreicht wird. Es geht daraus hervor, daß eine wichtige Aufgabe des Magens auch darin besteht, als Behälter die Aufnahme einmaliger größerer Mengen von Speisen zu ermöglichen, um dann von seinem Inhalt allmählich an den Darm so viel abzugeben, als dieser digestiv bewältigen kann.

§ 3. Darmverdauung.

1. Bewegungsvorgänge des Darmkanals.

Die Darmwand vollführt bei der Verdauung Bewegungen, die man peristaltische Bewegungen nennt. Diese bestehen in periodisch auftretenden lokalen ringförmigen Einschnürungen, die durch die Kontraktion der Ringmuskeln bewirkt werden und die, vom Pylorus beginnend, sich in der Richtung zum After hin wellenförmig fortpflanzen. Durch diese Bewegungen wird der Speisebrei (Chymus) in der Richtung vom Pylorus zum After getrieben und zugleich mit den Verdauungssäften des Darmkanals vermischt.

Außer der Peristaltik beobachtet man auch wurmförmige und pendelnde Bewegungen einzelner Darmschlingen, die ebenfalls zur Vermischung der Speisen mit den Verdauungssäften dienen.

Die Ursache der Darmbewegungen liegt vor allem im Darm selbst, da auch ausgeschnittene Darmschlingen noch spontane Bewegungen zeigen. Bei direkter Reizung einer Stelle des Darms beginnt die Kontraktion an der gereizten Stelle und schreitet von da weiter. Die Kontraktionen werden wahrscheinlich von den in der Darmwand befindlichen Nervengeflechten ausgelöst.

Außerdem ist die Peristaltik abhängig vom Centralnervensystem. Der Vagus ist motorischer Nerv, der Splanchnicus Hemmungsnerv für die Ringmuskeln.

Die Kontraktion der Längsmuskeln des Darms ruft Erweiterung des Darmrohrs hervor. Motorischer Nerv für die Längsmuskeln soll der Splanchnicus, Hemmungsnerv der Vagus sein.

2. Chemie der Darmverdauung.

Der allmählich aus dem Magen in den Darm übergetretene Speisebrei unterliegt, solange er noch freie Salzsäure enthält, der Weiterwirkung des Pepsins. Die freie Salzsäure wird aber bald neutralisiert durch die alkalisch reagierenden Sekrete, mit denen die Speisen jetzt in Berührung kommen. Es sind drei Sekrete: Pankreassaft, Galle und Darmsaft, von denen dem Pankreassaft aber die größte Bedeutung für die Verdauung zukommt.

A. Verdauung durch den Pankreassaft.

Der Pankreassaft saccharificiert Stärke, spaltet Eiweiß und zerlegt Neutralfette in Glycerin und Fettsäuren. Dies wird bewirkt durch drei Fermente: Pankreasdiastase, Trypsin und das fettspaltende Steapsin.

1. Wirkung der Pankreasdiastase.

Die Pankreasdiastase spaltet Stärke geradeso wie das Ptyalin des Mundspeichels. Es entstehen aus Stärke nach- und nebeneinander Amylo-, Erythro-, Achroodextrin, Maltose und zuletzt ebenfalls Traubenzucker. Die Menge des entstandenen Traubenzuckers ist etwas größer als bei der Ptyalinverdauung, vielleicht deshalb, weil im Pankreassaft mehr Maltase enthalten ist als im Speichel.

2. Wirkung des Trypsins.

Das Trypsin spaltet die Eiweißstoffe sowohl bei alkalischer und neutraler, wie bei saurer Reaktion. Diese Eiweißspaltung unterscheidet sich von der durch Pepsin folgendermaßen:

a) Die Eiweißspaltung durch Trypsin geht schneller vor sich, als die durch Pepsin. Bei der Magenverdauung entstehen nur Albumosen und Peptone, durch Trypsin dagegen werden die Peptone so rasch weiter gespalten in Aminosäuren: Leucin, Tyrosin, Asparagin-

säure, Hexonbasen und Tryptophan (siehe S. 23), daß letztere in erheblichen Mengen im Darm auftreten.

b) Serumglobulin, das durch Pepsin leicht verdaut wird, wird durch Trypsin nicht gespalten und hemmt sogar die Verdauung anderer Eiweißkörper durch Trypsin. Deshalb wird auch Blutserum nicht durch Trypsin verdaut.

c) Kollagen wird nur vom Pepsin, Nucleïn und Elastin nur vom Trypsin verdaut. Leim dagegen wird auch vom Trypsin verdaut.

d) Bei der Eiweißverdauung durch Trypsin entstehen zwar im allgemeinen ähnliche Zwischenprodukte wie bei der Pepsinverdauung, aber aus geronnenem Eiweiß entsteht bei der Trypsinverdauung zunächst eine beträchtliche Menge gelöstes, durch Hitze koagulierbares Eiweiß, und primäre Albumosen treten nicht auf, sondern gleich Deuteroalbumose.

Für die Trypsinverdauung ist es günstig, wenn die Pepsineinwirkung vorausgegangen ist.

Um Trypsin zu Verdauungsversuchen zu erhalten, wird das Pankreas mit stark verdünnter Essigsäure digeriert und dann das Ferment mit Glycerin extrahiert. Das Trypsin ist im Pankreas nicht als aktives Ferment, sondern nur als Zymogen enthalten, das erst durch verdünnte organische Säuren in das wirksame Ferment übergeführt wird. Auch das aus Pankreasfisteln gewonnene Sekret enthält häufig nur das Zymogen, das erst in Berührung mit dem sauren Speisebrei zu wirksamem Trypsin wird.

3. Wirkung des Steapsins.

Das Steapsin oder die Lipase des Pankreassaftes spaltet die Neutralfette hydrolytisch in Glycerin und freie Fettsäuren. Sofern Alkalikarbonat im Darminhalt vorhanden ist, bilden die Fettsäuren dann lösliche Seifen. Die lang diskutierte Frage, in welchem Umfange die Fette gespalten werden, ist jetzt dahin entschieden, daß alles Fett erst gespalten wird, ehe es zur Resorption gelangt. Nach Pankreasexstirpation ist die Resorption der Fette herabgesetzt. Es besteht in diesem Falle aber noch Fettspaltung durch die Darmfäulnis.

B. Bedeutung der Galle für die Verdauung.

Die Galle enthält keine Fermente, verdaut also selbst nicht; sie befördert aber die Verdauungsvorgänge dadurch, daß sie

1. die zerstörende Wirkung des Pepsins auf das Trypsin aufhebt;

2. die Einwirkung der Pankreasfermente unterstützt, besonders die des Steapsins, weil sie die Fette für Wasser benetzbar macht;

3. freie Fettsäuren löst und dadurch eine wichtige Rolle spielt bei der Resorption der Fette (siehe Kapitel X).

Von einigen Autoren wird der Galle auch fäulniswidrige Wirkung zugeschrieben, von anderen wird diese Wirkung geleugnet.

C. Verdauung durch den Darmsaft.

Der Darmsaft enthält neben einem diastatischen noch invertierende Fermente für Rohrzucker, Milchzucker und Malzzucker.

Ferner werden die Eiweißstoffe durch ein dem Trypsin ähnliches Ferment im Darmsaft weiter verdaut.

§ 4. Darmfäulnis.

Im Darmkanal, besonders im Dickdarm, gehen Fäulnisprocesse vor sich, die durch Mikroorganismen bewirkt werden und die eine chemische Veränderung des Darminhaltes zur Folge haben. Diese Fäulnis ist ein physiologisch wichtiger Vorgang, da Tiere mit keimfreiem Darm nicht dauernd am Leben erhalten bleiben.

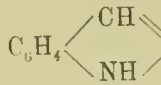
Die Veränderung der Nahrungsstoffe durch die Darmfäulnis ist in mancher Hinsicht der Verdauung gleichartig, in anderer unterscheidet sie sich wesentlich davon.

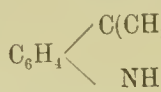
Aus **Eiweiss** entstehen bei der Fäulnis:

1. Albumosen und Peptone,

2. Fettsäuren, Aminosäuren und Ammoniak, bei der Fäulnis des Leims auch Glykokoll.

3. Phenol, Parakresol, Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure, Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylproprionsäure, sowie

Indol:  und

Skatol: 

Ein Teil der aromatischen Fäulnisprodukte des Eiweiß wird resorbiert, dann zum Teil oxydiert (Indol zu Indoxyl, Skatol zu Skatoxyl). Die aromatischen Oxysäuren werden unverändert, Phenol, Indoxyl und Skatoxyl dagegen als Aetherschwefelsäuren durch den Harn ausgeschieden.

4. Gase: Kohlensäure, Wasserstoff, Sumpfgas, Schwefelwasserstoff.

Die Fäulnis führt also wie die Trypsinverdauung auch zur Bildung von Proteosen und Aminosäuren aus Eiweiß; bei der Fäulnis werden aber noch die aromatischen Zersetzungsprodukte (Phenole, Oxysäuren, Indol und Skatol) gebildet, die bei der Trypsineinwirkung nicht entstehen.

Die **Fette** werden durch die Darmfäulnis in Glycerin und Fettsäuren gespalten und letztere teilweise noch weiter in niederere Fettsäuren zerlegt.

Aus **Kohlehydraten** entstehen durch Fäulnis Alkohol, Milchsäure, Essigsäure, Bernsteinsäure. Stärke wird teilweise vorerst verzuckert. Auch die unverdauliche Cellulose unterliegt der Darmfäulnis, wobei aber kein Zucker, dagegen organische Säuren (Essigsäure, Valeriansäure u. a.), Kohlensäure, sowie Methan gebildet werden. Durch die Zersetzung der Cellulose können die von ihr eingeschlossenen Nahrungsstoffe noch den Verdauungssäften zugängig gemacht werden.

Von den Veränderungen der Bestandteile der Verdauungssäfte durch die Fäulnis seien erwähnt: die Bildung des Dyslysin aus Cholalsäure und die Bildung des Kotfarbstoffs Sterkobilin aus den Gallenfarbstoffen.

§ 5. Kotbildung und Ausnützung der Nahrungsstoffe.

1. Zusammensetzung des Kotes.

Die unverdauten und nicht resorbierten Reste der Nahrung und die dem Körper nutzlosen Bestandteile der Sekrete des Verdauungsschlauches werden als **Kot** (Fäces) durch den After entleert.

Der Kot enthält:

1. Unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile, z. B. Pflanzenreste, Keratinsubstanzen, Nucleïn, ferner Muskelfasern, Bindegewebsteile, Kaseïnklümpchen, Stärkekörner, Fett, Hämatin.

2. Reste der Verdauungssäfte z. B. Cholalsäure, das aus Gallensäuren gebildete Dyslysin, Gallenfarbstoffe, Cholesterin, Mucin.

3. Abgestoßene Darmepithelzellen und deren Zerfallsprodukte.

4. Produkte der Darmfäulnis: Skatol, Indol, Schwefeleisen, Fettsäuren. Mit dem Kot werden auch die gasförmigen Produkte der Darmfäulnis entleert (Sumpfgas, Schwefelwasserstoff).

5. Mineralstoffe der Nahrung und der Darmsekrete.

Schließlich finden sich im Kot Parasiten und Spaltpilze.

Die Reaktion des Kotes kann neutral, sauer oder alkalisch sein. Sein Geruch ist durch Skatol, Indol und andere flüchtige Substanzen bedingt. Die Farbe des Kotes ist gewöhnlich hell- oder dunkelbraun; sein Farbstoff ist bei der Darmfäulnis aus Bilirubin hervorgegangen, er heißt Sterkobilin.

Im Dickdarm wird der Kot durch Wasserresorption eingedickt und zu Kotballen geformt.

Die Menge des täglich abgegebenen Kotes beträgt etwa 120—150 g mit 30—37 g Trockensubstanz.

2. Ausnützung der Nahrungsstoffe.

Der Kot enthält unverdaute Nahrungsstoffe; demnach werden nicht alle aufgenommenen Nahrungsstoffe vom Körper ausgenützt.

Der Grad der Ausnützung kann dadurch bestimmt werden, daß man von der ganzen in den Mund eingeführten Menge eines Nahrungsstoffes den im Kot wieder erschienenen Teil subtrahiert. Da sich indes dieser Teil allein nicht genau genug bestimmen läßt, so fehlen uns noch ganz sichere Daten über den Grad der Ausnützung. Die Ausnützung der Nahrungsmittel muß berücksichtigt werden bei der Berechnung der Kost des Menschen.

Die tierischen Nahrungsmittel werden besser ausgenützt als die pflanzlichen.

Es werden resorbiert

	Eiweiß	Fett	Kohlehydrat
von Fleisch und Ei	97 %	95 %	—
„ Milch	89—99 %	95—97 %	100 %
„ Weißbrot	78 %	—	99 %
„ Schwarzbrot	68—78 %	—	89 %
„ Kartoffeln	68 %	—	92 %
„ gelben Rüben	61 %	—	82 %.

Die Ursachen der schlechten Ausnützung der pflanzlichen Nahrung sind folgende:

1. Der Zutritt der Verdauungssäfte zu den eigentlichen Nahrungsstoffen ist bei Pflanzen vielfach durch die Cellulosehüllen, in denen die Nahrungsstoffe eingeschlossen sind, gehindert.

Pflanzliche Nahrungsmittel werden daher um so besser ausgenützt, je mehr die Nahrungsstoffe durch die Art der Zubereitung von ihren Cellulosehüllen befreit sind.

2. Die Cellulose regt, wahrscheinlich durch mechanische Reizung, die Darmperistaltik an; die pflanzlichen Nahrungsmittel werden daher schneller durch den Darm bewegt, als die tierischen, und zwar so schnell, daß sie schon wieder ausgestoßen werden, bevor sie ganz ausgenützt sind.

3. **Kotentleerung.**

Der Anus wird verschlossen gehalten durch den Tonus des Sphincter ani internus und externus. Die Wirkung des äußeren Sphinkter wird verstärkt durch die willkürliche Kontraktion des Musculus levator ani, der wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift. Bei der Kotentleerung erfolgt Nachlaß des Tonus der Sphinkteren; dadurch wird dem Kot der Durchtritt nach außen gestattet.

Die Entleerung des Kotes selbst wird hervorgebracht durch die peristaltischen Bewegungen des Mastdarms, die unterstützt werden

durch die Bauchpresse. Die Muskeln der Bauchpresse sind das Zwerchfell und die Muskeln der Bauchdecke.

Das Centrum für die Kotentleerung liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch vom Mastdarm aus in Tätigkeit versetzt. Der Eintritt des Reflexes hängt bis zu einem gewissen Grade vom Willen ab. Die vom Centrum zu der Mastdarmmuskulatur ausgehenden Nerven verlaufen durch den Plexus hypogastricus und den Sympathicus (Ganglion mesentericum posticum), sowie durch die Nervi erigentes. Erstere Nerven sollen motorische Nerven für die Ringmuskeln und Hemmungsnerven für die Längsmuskeln enthalten, letzteren werden motorische Fasern für die Längsmuskeln und Hemmungsfasern für die Ringmuskeln zugeschrieben.

Die Kotentleerung erfolgt beim Menschen täglich mindestens einmal.

Kapitel X. Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe.

§ 1. Allgemeines über die Resorption und Assimilation.

Resorption nennt man den Vorgang, bei dem die gelösten Nahrungsstoffe aus dem Darm direkt oder durch die Lymphbahnen in das Blut gelangen, um von letzterem den Geweben und Organen des Körpers zugeführt zu werden.

Assimilation nennt man die chemischen Vorgänge, welche die resorbierten Nahrungsstoffe durchzumachen haben, bis sie als Bestandteile der Zellen und Gewebe ihre Verwendung finden.

Da die unlöslichen oder nicht diffusiblen Nahrungsstoffe durch die Verdauung löslich und diffusibel werden, so spielt wahrscheinlich bei der Resorption die Osmose der gelösten Substanzen eine Rolle. Indes lassen sich doch gerade die wichtigsten Resorptionsvorgänge nicht aus den uns bekannten Gesetzen der Osmose allein erklären. Das gilt z. B. für die Resorption des Zuckers, des Eiweiß und der Salze. Die Resorption erfolgt manchmal entgegen den Gesetzen der Osmose. Einerseits wird z. B. aus einer Kochsalzlösung, deren osmotischer Druck größer als der des Blutes ist, im Darm Wasser resorbiert, obwohl hier nach den Gesetzen der Osmose umgekehrt Wasser aus dem Blute oder der Lymphe in den Darm diffundieren

müßte. Anderseits werden nicht diffusible Stoffe aus dem Darm in das Blut aufgenommen, wie genuines Eiweiß.

Die Triebkraft, die die Resorption entgegen den Gesetzen der Osmose bewirkt, muß auf der aktiven Beteiligung der Epithelzellen an dem Resorptionsvorgang beruhen. Hiefür spricht die Tatsache, daß die Resorption sich entsprechend den Gesetzen der Osmose gestaltet, wenn man die Darmepithelzellen durch Eingabe von Fluornatrium funktionell, aber nicht nachweisbar anatomisch schädigt.

Mit der Resorption ist in vielen Fällen gleichzeitig schon in der Darmwand Assimilation verknüpft.

Der **Ort der Resorption** ist hauptsächlich der Darm, weniger der Magen.

Im Magen wird reines Wasser gar nicht resorbiert, sondern im Gegenteil Wasser von der Magenschleimhaut an den Mageninhalt abgegeben. Wässerige Lösungen von Salzen, Zucker und Peptonen werden resorbiert, wenn sie sehr koncentriert sind. Die Resorption im Magen wird begünstigt durch Gewürze, z. B. Kochsalz, Senföl, Pfefferminz, Pfeffer. Auch Alkohol und andere Narcotica fördern die Resorption im Magen, indem sie den Widerstand der Magenepithelien gegen die Aufnahme von Stoffen lähmen.

Im Dünndarm, der Hauptstätte der Resorption, ist die resorbierende Oberfläche sehr groß. Die Zotten der Dünndarmschleimhaut bedingen nämlich, daß die resorbierende Oberfläche etwa 23mal größer ist, als wenn die Schleimhaut einfach glatt ohne Zotten gebaut wäre. Auf 1 cm^2 der Dünndarmschleimhaut kommen 2500 Zotten.

Das Epithel der Dünndarmschleimhaut ist Cylinderepithel. Die Zellen tragen auf der nach dem Darmlumen gerichteten Oberfläche einen feinstreifigen Saum. Jede Zotte enthält in ihrem Inneren ein centrales Chylusgefäß. Zwischen diesem und der Oberfläche der Zotten liegen die Blutgefäße, ein Kapillarnetz mit zuführender Arterie und abführender Vene. Das Chylusgefäß ist umgeben von glatten Muskelfasern, die durch ihre Kontraktion die Zotte verkürzen, dadurch das Chylusgefäß zusammendrücken und so die Entleerung des Chylus in die Lymphbahnen fördern.

Im Dickdarm findet auch noch erhebliche Resorption statt. Unter anderem geht hier die Wasserresorption vor sich, durch die der Darminhalt eingedickt wird. Nahrungsstoffe werden im Dickdarm sogar resorbiert, wenn sie in löslicher Form vom After her als „ernährende Klistiere" eingeführt sind.

Die **Abzugswege der resorbierten Nahrungsstoffe** aus dem Darm sind die Pfortader und die Lymphgefäße mit dem Ductus thoracicus.

Durch die Pfortader werden das Wasser, die Salze, der Zucker und das Eiweiß, durch die Lymphgefäße die Fette abgeführt.

Das Wasser, die Salze und der Zucker gelangen nach dem Durchgang durch die Epithelschicht in die Blutkapillaren, die dicht unter der Epithelschicht liegen, und werden von da aus mit dem Blute durch die Pfortader abgeführt. Nur bei Aufnahme sehr großer Flüssigkeitsmengen gelangt ein Teil davon auch in die Lymphbahnen. Bei Tieren hat man nämlich beobachtet, daß die aus dem Ductus thoracicus ausfließende Lymphmenge nur nach Eingabe sehr großer Flüssigkeitsmengen vermehrt ist, und daß während der Resorption der Kohlehydrate eine Zunahme des Zuckergehaltes im Chylus nur nach Einfuhr großer Mengen koncentrierter Zuckerlösung in den Darm auftritt. Das Pfortaderblut dagegen enthält immer während der Kohlehydratresorption mehr Zucker, als das arterielle Blut. Beobachtungen an einem Menschen mit einer Fistel der Cisterna chyli, aus der die ganze Chylusmenge ausfloß, haben auch ergeben, daß im Chylus höchstens Spuren des resorbierten Zuckers wiederzufinden sind.

Das resorbierte Eiweiß gelangt auch in die Pfortader, denn bei Tieren, denen der Ductus thoracicus unterbunden ist, sind die Eiweißernährung und der Eiweißstoffwechsel nicht gestört und in dem Chylus, der aus der Fistel der Cisterna chyli in dem erwähnten Falle ausfloß, war der Eiweißgehalt während der Eiweißresorption nicht gesteigert.

Die Fette dagegen gehen bei der Resorption größtenteils in die Lymphbahnen über. Die Lymphbahnen und der Ductus thoracicus sehen während der Fettresorption weiß aus wegen der milchigen Trübung des Chylus durch die resorbierten emulgierten Fette. Da übrigens im Chylus, der während der Fettverdauung aus dem Ductus thoracicus oder aus einer Chylusfistel ausfließt, nicht alles aufgenommene Fett wiedergefunden wird, so ist anzunehmen, daß ein Teil der Fette doch auch durch die Blutgefäße abgeführt wird.

§ 2. Resorption und Assimilation der Eiweissstoffe.

Die Proteosen erleiden in der Darmwand, schon ehe sie in das Blut gelangen, Veränderungen. Sie werden so umgewandelt, daß sie nachher nicht mehr als solche nachzuweisen sind. Denn das

Pfortaderblut und die Lymphe enthalten keine Proteosen. Injiciert man Proteosen in das Gefäßsystem, so werden sie sogar schnell durch den Harn ausgeschieden.

Durch die Darmepithelzellen werden aus den Proteosen Proteïne gebildet. Denn man kann einen Ansatz von genuinem Eiweiß am Körper erzielen, wenn man in der Nahrung außer Proteosen keine anderen Eiweißstoffe dem Körper zuführt. Hier muß also das genuine Körpereiweiß aus den verfütterten Proteosen entstanden sein.

Inwieweit die bei der Trypsinverdauung entstehenden Aminosäuren an der Eiweißsynthese in der Darmwand mitbeteiligt sind, ist noch nicht sicher entschieden.

Gelöstes genuines Eiweiß kann auch als solches resorbiert werden, ohne erst verdaut zu sein. Man hat beobachtet, daß solches Eiweiß in fermentfreie isolierte Darmschlingen verbracht, rasch und vollständig resorbiert wurde, ohne daß man zu irgend einer Zeit Albumosen und Peptone hätte nachweisen können. Dieses Eiweiß wird sogar, wenn man es direkt in das Blut injiciert, assimiliert und im Haushalt des Körpers verwendet; ausgenommen sind hiervon: Kaseïn, Eieralbumin und Hämoglobin, die, in das Blut injiciert, rasch durch den Harn wieder ausgeschieden werden.

Gelöstes Eieralbumin in großen Mengen als Nahrung eingeführt kann auch unverdaut resorbiert werden, gelangt aber dann wieder durch den Harn zur Ausscheidung. Kaseïn und Hämoglobin werden im Magen gefällt und sind daher nicht resorbierbar, ohne durch die Verdauung aufgelöst und in der Darmwand zu neuem Eiweiß aufgebaut zu werden. Hierin liegt die Bedeutung der Kaseïngerinnung durch das Lab; denn würde das Kaseïn nicht gefällt, so könnte es als solches resorbiert und durch den Harn wieder ausgeschieden werden.

Manche gelöste Eiweißstoffe können demnach unverdaut und unverändert resorbiert werden. Daß auch sie trotzdem verdaut werden, hat aber doch wesentliche Bedeutung, weil die Spaltung des dem Körper fremden Eiweiß den Aufbau des dem Körper specifischen Eiweiß aus den Spaltungsprodukten erst ermöglicht und bezweckt.

In das Blut gelangt das resorbierte Eiweiß wahrscheinlich vorwiegend als Albumin, denn der Serumalbumingehalt des Blutes nimmt nach Eiweißaufnahme zu.

Ueber die weiteren Schicksale des Eiweiß bei der Assimilation wissen wir nichts.

§ 3. Resorption und Assimilation der Fette.

Aus den Fettsäuren, resp. Seifen, und dem Glycerin, die durch die Spaltung der Fette bei der Verdauung entstehen, werden in der Darmschleimhaut wieder Neutralfette gebildet. Auch nach Fütterung von freien Fettsäuren oder Seifen findet man nämlich im Chylus, in dem die resorbierten Fette aus dem Darm abfließen, Neutralfett; in diesem Falle muß das zur Bildung der Neutralfette nötige Glycerin von der Darmwand selbst geliefert werden. Aus einer Mischung von Seifen und Glycerin wird auch Neutralfett gebildet, wenn man sie nur mit Darmschleimhautstücken digeriert. Die Bildung der Neutralfette erfolgt in den Epithelzellen. Während der Fettverdauung findet man die Darmepithelzellen erfüllt mit Fetttröpfchen von verschiedener Größe.

Die frühere Auffassung, daß Fett zum Teil auch unverdaut in emulgierter Form resorbiert würde, hat sich als unrichtig erwiesen.

Die Fettresorption wird begünstigt durch die Galle. Denn bei Menschen und Tieren mit Gallenfisteln, bei denen die Galle nach außen abfließt, hat man eine sehr schlechte Ausnützung der Fette beobachtet. Die günstige Wirkung der Galle beruht auf ihrem Gehalt an gallensauren Salzen, die im stande sind, freie Fettsäuren zu lösen, indem sie zuerst die Oelsäure lösen und indem danach in der Mischung von Galle und Oelsäure auch die schwer schmelzbaren Fettsäuren, Palmitin- und Stearinsäure teils frei, teils nach Ueberführung in Seife gelöst werden.

Bei Ausschaltung der Steapsinwirkung durch Pankreasexstirpation ist die Ausnützung der gewöhnlichen Nahrungsfette beträchtlich herabgesetzt, nicht aber die Ausnützung des Milchfettes, da dies fein emulgierte Fett der Fäulnis leicht zugängig ist.

Aus den Darmepithelzellen gelangt das Fett in emulgierter Form in den Chylus, und mit diesem durch den Ductus thoracicus in das Blut. Die resorbierten Fette werden, soweit sie nicht gleich der Verbrennung anheimfallen, in den Zellen des Fettgewebes als Körperfett abgelagert.

Der Fettgehalt des Blutes ist während der Fettresorption etwas größer, als in der Nüchternheit. Außerdem nimmt aber auch der Fettgehalt des Blutes im Hunger zu, weil dann das aufgespeicherte Fett aus dem Fettgewebe durch das Blut nach den Verbrennungsstätten transportiert wird.

Unmittelbar nach fettreichen Mahlzeiten findet man auch beträchtliche Mengen von Fett in den Leberzellen auftreten (physiologische Fettinfiltration), das aber nach kurzer Zeit daraus wieder verschwindet.

§ 4. Resorption und Assimilation der Kohlehydrate.

Die Kohlehydrate gelangen als Monosaccharosen, ohne Veränderung in der Darmwand zu erleiden, in das Pfortaderblut und mit diesem in die Leber.

Rohrzucker und Milchzucker werden in der Regel nicht als solche, sondern in ihre einfachen Zucker gespalten resorbiert. Nur wenn sie in sehr hohen Koncentrationen eingenommen werden, gelangen sie auch ungespalten in das Blut, werden aber dann durch den Harn ausgeschieden.

In der Leber werden die Monosaccharosen, sofern sie hiezu fähig sind, in Glykogen (siehe S. 19) umgewandelt und abgelagert. Zweck der Glykogenbildung ist, das Blut vor Ueberladung mit Zucker zu schützen; übersteigt nämlich der Zuckergehalt des Blutes eine gewisse Grenze (0,2 %), so wird der überschüssige Zucker durch den Harn ausgeschieden.

Der Zuckergehalt des Pfortaderblutes ist während der Kohlehydratresorption und Glykogenbildung größer, als der des arteriellen und Lebervenenblutes.

Glykogen entsteht aus Traubenzucker, Lävulose und Galaktose. Das aus Lävulose und Galaktose gebildete Glykogen ist dem aus Dextrose gebildeten identisch. Bei der Bildung des Glykogens aus Lävulose und Galaktose müssen erst diese beiden Zucker in Dextrose umgewandelt werden, weil bei der Spaltung des Glykogens nur Dextrose entsteht.

Die Menge des in der Leber vorhandenen Glykogens ist abhängig vom Ernährungszustand und vom Stoffverbrauch. Nach längerem Hunger sowie nach angestrengter Muskeltätigkeit und starker Wärmeabgabe ist die Leber glykogenfrei. Nach reichlicher Fütterung mit Kohlehydraten findet man bei Kaninchen einen Glykogengehalt der Leber bis zu 17 %. Bei einem kurz nach der Mahlzeit hingerichteten Verbrecher wurden 6 % Glykogen in der Leber gefunden.

Die glykogenfreie Leber ist klein und sieht dunkelbraun aus; die glykogenreiche Leber ist groß, ockerfarben. Die glykogenreiche Leber kann das dreifache Gewicht der glykogenarmen haben, was nicht allein durch einen größeren Glykogengehalt, sondern auch

durch einen größeren Gehalt an Trockensubstanz überhaupt und vor allem an Wasser bedingt ist.

Das Glykogen ist in den Leberzellen in Schollen abgelagert. Es wird aus der Leber dargestellt, indem man die Leber in kleine Stücke zerschneidet und in kochendes, schwach mit Essigsäure angesäuertes Wasser einträgt. Dabei wird das Eiweiß koaguliert, das Glykogen löst sich zu einer opalescierenden Lösung, aus der es durch Alkohol gefällt werden kann.

Das Glykogen wird im Bedarfsfalle in der Leber wieder in Traubenzucker zurückverwandelt, der, an das Lebervenenblut abgegeben, mit dem Blute in die Gewebe gelangt. Der Zuckergehalt des Lebervenenblutes ist in diesem Falle größer als der des arteriellen und Pfortaderblutes. Sowohl die Glykogenbildung wie die Rückverwandlung des Glykogens in Zucker wird durch die Leberzellen bewirkt.

Gerade so wie in der Leber werden auch in den Muskeln Kohlehydrate in Form von Glykogen aufgestapelt, um im Bedarfsfalle, z. B. bei Arbeitsleistung, verbraucht zu werden. Das Muskelglykogen soll mit dem Leberglykogen identisch sein.

Ueberschüssige Kohlehydrate der Nahrung werden im Körper durch Reduktion und Synthese in Fett verwandelt und so abgelagert.

Bei der Zuckerharnruhr, dem **Diabetes mellitus**, ist die Glykogenbildung in der Leber gestört, es kommt deshalb zu solcher Ueberladung des Blutes mit Zucker, daß er durch die Nieren ausgeschieden wird. Man unterscheidet zwei Formen von Diabetes, eine leichte, bei der nur nach Kohlehydrataufnahme Zucker im Harn auftritt, und eine schwere, bei der auch bei kohlehydratfreier Nahrung Zucker ausgeschieden wird. Bei der schweren Form des Diabetes entsteht Zucker aus Eiweiß.

Ueber die Ursache des Diabetes ist nichts Sicheres bekannt. Künstlich läßt sich Diabetes erzeugen

1. durch den sogenannten Zuckerstich (Piqûre), d. i. Verletzung einer Stelle im verlängerten Mark am hinteren Ende der Rautengrube. Dies deutet darauf hin, daß die Glykogenbildung in der Leber vom Centralnervensystem abhängig ist,

2. durch Exstirpation des Pankreas (siehe Kapitel XI),

3. durch verschiedene Gifte: Phloridzin, Curare, Phosphor, Sublimat.

Die Produkte der Darmfäulnis: Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol und Skatol werden auch zum Teil resorbiert, aber gleich wieder durch den Harn ausgeschieden (siehe S. 43, 87 und 116).

Außer den Verdauungsprodukten der Nahrungsstoffe werden auch Bestandteile der Verdauungssekrete im Darmkanal resorbiert, z. B. die gallen-

sauren Salze, die, in die Leber gelangend, die Gallensekretion anregen, ferner Verdauungsfermente: Pepsin, Trypsin und Ptyalin werden, wenn resorbiert, im Harn wieder ausgeschieden.

Nach einer anderen Anschauung sollen die im Harn ausgeschiedenen Fermente nicht aus dem Darm stammen, sondern zur Zeit der Verdauungsruhe von den Drüsen in Form der Zymogene direkt an das Blut abgegeben werden.

Nicht nur die Magendarmschleimhaut, sondern auch andere Schleimhäute vermögen gelöste Substanzen zu resorbieren, letztere Resorption hat aber keine physiologische Bedeutung. In geringem Maße kann auch die Haut manche Stoffe resorbieren.

Subkutane Injektion der Nahrungsstoffe.

Manche Nahrungsstoffe können im Haushalt des Körpers auch dann verwertet werden, wenn man sie in geeigneter Form mit Umgehung des Verdauungskanals direkt in die Gewebssäfte bringt. Das ist z. B. der Fall bei subkutaner Injektion von genuinem Serumeiweiß, von Fett und von Traubenzucker.

Kapitel XI. Die Veränderungen des Blutes in den Organen und die inneren Sekretionen.

Aus dem in den vorangehenden Kapiteln Gesagten geht hervor, daß das Blut, das in ein Organ einströmt, sich von dem ausströmenden nicht nur im Gasgehalt, sondern noch in anderer Hinsicht unterscheiden muß. In den Organen, in denen die physiologischen Verbrennungen stattfinden, z. B. in den Muskeln, gibt das Blut Brennmaterial ab und nimmt außer der Kohlensäure noch andere, vor allem stickstoffhaltige Verbrennungsprodukte auf. In den Drüsen verliert es die Substanzen, aus denen die Sekrete gebildet werden: in der Darmwand nimmt es die resorbierten Nahrungsstoffe auf; in der Leber und dem Fettgewebe gibt das Blut entweder die aufzuspeichernden Kohlehydrate und Fette ab oder nimmt sie im Bedarfsfalle wieder auf. Außerdem hat das Blut als Gewebe (siehe S. 44) seinen eigenen Stoffwechsel, durch den es chemisch verändert wird. Diese zu erwartenden Veränderungen des Blutes sind in manchen Fällen auch nachgewiesen worden. In den weitaus meisten Fällen sind sie aber nicht nachweisbar, weil die Menge der abgegebenen und aufgenommenen Stoffe im Vergleiche zu der Menge des durch das Organ strömenden Blutes so gering ist, daß sie innerhalb der Fehlergrenzen unserer Bestimmungsmethoden liegt.

Außer den erwähnten Veränderungen des Blutes, die uns aus den bekannten physiologischen Eigenschaften der Organe verständlich sind, gibt es noch andere, über deren Natur und Bedeutung in den meisten Fällen sich wenig Bestimmtes aussagen läßt. Manchen Organen kommt nämlich noch die Wirkung zu, entweder Substanzen des Blutes, die dem Körper schädlich sind, in unschädliche zu verwandeln oder Substanzen zu bilden und ans Blut abzugeben, die teils den Stoffwechsel beeinflussen, teils auf das Nervensystem oder die Muskulatur wirken. Man nennt diese Vorgänge „innere Sekretionen", da jene Organe ihre Produkte in das Blut abgeben.

Organe, denen innere Sekretionen zukommen, sind vor allem die Blutgefäßdrüsen, Schilddrüse und Nebennieren, sowie ferner die Leber, das Pankreas und vielleicht die Hoden.

Zu den Blutgefäßdrüsen im weitesten Sinne werden wohl auch die Milz und die Thymusdrüse gerechnet, deren Funktion aber nicht eigentlich in einer Sekretion, sondern in der Neubildung und Zerstörung von Blutkörperchen besteht (siehe S. 74).

I. Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse enthält in einer bindegewebigen Grundlage zahlreiche völlig geschlossene Bläschen, Follikel, deren Wand von einer einschichtigen Lage kubischer Zellen gebildet wird und die im Inneren mit einer zähen Flüssigkeit erfüllt sind. Die Schilddrüse ist als echte Drüse, aber ohne Ausführungsgang anzusehen: die kubischen Zellen sind die secernierenden Drüsenzellen, der colloidartige Inhalt der Follikel ist das Sekret. Der Inhalt der Follikel entleert sich in die Lymphräume, die sich zwischen den Follikeln befinden, und kann so in den Kreislauf gelangen.

Nach Exstirpation der Schilddrüse wegen Kropf hat man eine Reihe schwerer Störungen beobachtet, die meist früher oder später zum Tode führten (Kachexia strumipriva). Es traten auf: Erkrankungen des Nervensystems (Herabsetzung der psychischen Funktionen, Verblödung, motorische und sensible Lähmungen oder Krämpfe), Entartungen der Leber und Nieren, Störungen im Stoffwechsel und in der Wärmeregulation, verminderte Regenerationsfähigkeit der Gewebe (verzögerte Knochenbruchheilung). Diese Erscheinungen zeigen sich auch bei krankhaften Veränderungen der Schilddrüse, wobei besonders ödematöse Schwellung der Haut und geistige Verblödung in den Vordergrund treten (Myxödem). Bei Hunden führt die Schilddrüsenexstirpation schon nach wenigen Tagen zum Tode unter den Erscheinungen heftiger Muskelkrämpfe und tiefgreifender Ernährungsstörungen. Beim Kaninchen sind die Folgen

der Exstirpation meist keine tödlichen. Sie bestehen im wesentlichen in Stoffwechselveränderungen, myxödematöser Schwellung der Haut, Schuppenbildung und Haarausfall.

Die schädliche Wirkung der Exstirpation oder Erkrankung bleibt aus, wenn man einen auch nur kleinen Teil der Drüse zurückläßt, oder wenn man die Schilddrüse in die Peritonealhöhle verpflanzt, oder wenn frische oder getrocknete Schilddrüse per os verabreicht wird. Auch die krankhafte Vergrößerung der Schilddrüse (Kropf, Struma) ist man im stande, durch per os eingeführte Schilddrüse zu heilen.

Eine der auffälligsten Erscheinungen bei therapeutischer Verwendung von Schilddrüsenpräparateu ist die rapide Abnahme des Körpergewichts, verbunden mit Schwund des Körperfettes. Wie Stoffwechselversuche an Menschen und Tieren ergebeu haben, beruht dieser Gewichtsverlust einerseits auf einer Entwässerung der Organe durch vermehrte Wasserausscheidung durch den Harn und anderseits auf einer beträchtlicheu Steigerung der Verbrennungsprocesse im Körper. Durch reichliche Fütteruug mit Schilddrüse kann man beim Kaninchen die Verbreunungsprocesse unter sonst gleichen Bedingungen auf das Doppelte steigern. Der Eiweißverbrauch wird dabei kaum beeinflußt, solange genügend stickstofffreies Brennmaterial, besonders Fett, zur Verfügung steht.

Die Schilddrüsen sind demnach für das Leben uuentbehrlich. Ihre Bedeutung liegt darin, daß sie einen, vielleicht mehrere Stoffe producieren, die zum normalen Verlauf der Lebensprocesse absolut unentbehrlich sind. Eiu Zuviel von diesen Stoffen hat aber ebenfalls schwere Störungen im Nerveusystem uud den Stoffwechselvorgängen zur Folge und kann sogar auch zum Tode führeu. Ueber die Natur dieser Stoffe ist noch nichts Sicheres bekannt. Man hat zwar in der Schilddrüse neben anderem eine jodhaltige Substanz. das Jodothyrin, entdeckt, von der man glaubt, daß sie das wirksame Princip der Drüse sei, weil Jod gewisse therapeutische Wirkungen auf hypertrophische Schilddrüsen hat. Da aber diese Substanz nicht in allen Schilddrüsen gefunden wird und sie bei ihrer Einführung in den Körper auch uicht die volle Wirkung der ganzeu Schilddrüse zeigt, so dürfte sie wohl kaum die wirksame Substanz sein.

Eine ähnliche Bedeutung wie die Schilddrüse soll auch die Thymusdrüse haben, denn bei Fütterung mit Thymus will man dieselben Erscheinungen beobachtet haben, wie bei Fütterung mit Schilddrüse.

II. Die Nebennieren.

Die Nebennieren bestehen aus einem von bindegewebiger Kapsel umgebenen zelligen Parenchym, das eine äußere hellere Schicht, die Rindensubstanz, und eine von dieser eingeschlossene innere dunkelrote Schicht, die Marksubstanz, unterscheiden läßt. Sowohl in der Rinde wie in der Marksubstanz findet man zahlreiche Nervenelemente (marklose Nervenfasern und Ganglienzellen). Wegen des Reichtums an nervösen Elementen hat man die Nebennieren als ein nervöses Organ gedeutet, von dem aus Hemmung der Darmperistaltik erfolgen soll.

Da die Exstirpation der Nebennieren beim Tier unter dem Bilde allgemeiner Lähmung den Tod zur Folge hat, so muß den Nebennieren die Bedeutung eines lebenswichtigen Organes zugesprochen werden. Die Injektion eines wäßrigen Nebennierenextraktes soll die Folgen der Exstirpation aufheben. Das wäßrige Nebennierenextrakt enthält zwei ihrer chemischen Natur nach noch nicht aufgeklärte Substanzen, von denen die eine eine beträchtliche Steigerung des Blutdruckes veranlaßt, während die andere, schwächer wirkend, den Blutdruck herabzusetzen im stande ist. Die Blutdrucksteigerung durch die erste Substanz beruht auf einer allgemeinen Kontraktion der kleinen Arterien (Gefäßkrampf). Der Angriffspunkt der blutdrucksteigernden Nebennierensubstanz liegt in der Gefäßwand selbst. Auf das Centralnervensystem wirkt sie lähmend. Aber nicht nur auf die Gefäß-, sondern auch auf die Skelettmuskulatur soll die blutdrucksteigernde Substanz anregend wirken, so daß die Bedeutung dieser Substanz darin liegt, den Gefäß- und Skelettmuskeltonus zu heben.

Ueber die Wirkungsweise der blutdruckherabsetzenden Substanz, sowie über ihre Bedeutung läßt sich noch nichts Sicheres aussagen.

Nach pathologischen Veränderungen der Nebennieren ist eine krankhafte Pigmentierung der Haut beobachtet worden (was übrigens auch nach Exstirpation der Nebennieren der Fall sein soll), die man Bronzekrankheit, Morbus Addisonii, nennt.

Die wirksamen Substanzen des Nebennierenextraktes werden beim Durchgange durch die Leber unwirksam gemacht.

III. Die Leber.

Außer den schon beschriebenen Funktionen der Leber, nämlich der

1. Gallensekretion (siehe S. 83),
2. Glykogenbildung (S. 124),
3. Zerstörung und Neubildung von roten Blutkörperchen (S. 45 u. 84)

kommt ihr auch eine wichtige innere Sekretion zu, nämlich

4. die Umwandlung der bei der Eiweißzersetzung entstandenen Ammoniaksalze in Harnstoff beim Säugetier (S. 39), in Harnsäure bei Vögeln und Reptilien (S. 40).

Nach Aussehaltung der Leber aus dem Kreislauf durch direkte Verbindung der Pfortader mit der unteren Hohlvene werden im Harn weniger Harnstoff und mehr Ammoniaksalze ausgeschieden und außerdem treten im Organismus Vergiftungssymptome auf, wie sie für Ammoniakverbindungen charakteristisch sind. Bei Vögeln treten naeh Leberexstirpation Ammoniak und Milehsäure statt der Harnsäure im Harn auf.

Die Umwandlung der Ammoniaksalze in der Leber scheint demnach den Zweck zu haben, das für den Körper giftige Ammoniak in eine unschädliehe Verbindung überzuführen.

Die Leber — gleich einem Filter in das Kapillarnetz der Pfortader eingefügt — revidiert überdies die aus dem Darm kommenden Stoffe. Dabei führt sie erstens die für den Organismus schädlichen Produkte der Eiweißfäulnis, die Phenole, Skatol, Indol in die ungiftigen Aetherschwefelsäuren über, die dann als Alkalisalze durch den Harn zur Ausscheidung gelangen. Zweitens hält sie in den Darm zufällig eingeführte pflanzliche und tierische Gifte (Alkaloïde) zurück, zerstört diese und bringt sie durch die Galle zur Ausscheidung, und drittens lagert sie auch metallische Gifte (Arsen, Antimon, Blei) in sich ab, schützt so den Organismus vor deren schädlichen Wirkungen und bringt sie schließlich ebenfalls zur Ausscheidung.

Die anatomischen Beziehungen zwischen Milz und Leber (die Milzvene ist ein Ast der Pfortader) weisen auf physiologische Beziehungen der beiden Organe hin. Vielleicht wird das in der Milz beim Zugrundegehen der roten Blutkörperchen frei gewordene Hämoglobin in der Leber zerstört.

Bei Kaninchen kann man mehrere Leberlappen entfernen, ohne daß irgend welche Störungen beobachtet werden. Die exstirpierten Lappen wachsen dann bald wieder nach.

IV. Das Pankreas.

Dem Pankreas kommt außer der Sekretion des Pankreassaftes noeh eine wiehtige Beziehung zum Kohlehydratstoffweehsel zu. Denn naeh Exstirpation des Pankreas werden die Kohlehydrate im Organismus nicht mehr normalerweise verbrannt und deshalb größtenteils durch den Harn ausgeschieden (Diabetes nach Pankreasexstirpation). Wenn man kleine Reste der Drüse zurückläßt, tritt der Diabetes nicht auf. Dagegen hemmen Injektionen von Pankreassaft oder Verfütterung von Pankreas den Diabetes nicht, sondern steigern ihn im Gegenteil. Die Wirkung der Pankreasexstirpation beruht einerseits darauf, daß die Leber die Funktion, Glykogen zu bilden, danaeh verliert, und anderseits aber auch den Geweben die Fähigkeit, Zucker zu oxydieren, verloren geht.

V. **Die Hoden.**

Den Hoden kommen neben ihrer Bedeutung als Fortpflanzungsorgan noch wichtige Beziehungen zu dem Gesamtkörper zu, die vielleicht darin bestehen, daß diese Drüsen an das Blut Stoffe abgeben, die einen normalen Ablauf der Lebensprocesse bedingen. Die Exstirpation der Hoden (Kastration) führt bei Knaben zu einer Reihe von Entwickelungsstörungen: der Wechsel der Stimme zur Zeit der Geschlechtsreife tritt nicht ein, die Muskulatur bleibt schlaff und die Entwicklung der männlichen Kraft und des männlichen Charakters bleibt aus. Auch beim erwachsenen Mann hat die Kastration oder die vorzeitige Hodenatrophie Störungen des Nervensystems und des Geisteslebens zur Folge. Dagegen soll nach subkutaner Injektion von Hodenextrakt die männliche Kraft und damit auch das körperliche und geistige Wohlbefinden gehoben werden. Ueber die Natur der wirksamen Substanz ist jedoch noch nichts bekannt.

Funktionen von ähnlicher Art, wie die der beschriebenen Organe, werden auch den Ovarien, der Prostata, der Hypophyse und den Nieren zugeschrieben; doch sind die Angaben darüber noch unsicher.

Kapitel XII. **Der Gesamtstoffwechsel.**

Während bisher nur die einzelnen Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben unseres Körpers beschrieben und ihre Bedeutung erörtert wurden, soll nun im folgenden eine Bilanz, d. h. eine vergleichende Zusammenstellung der Mengen sämtlicher Einnahmen und Ausgaben gegeben werden. Diese Bilanz gibt uns nicht nur Aufschluß über die Größe des Stoffumsatzes, sondern sie gestattet auch Schlüsse auf das Verhalten und die Verwertung der einzelnen Nahrungsstoffe im Haushalte des Körpers. Zugleich lassen sich dadurch die Bedingungen feststellen, unter welchen der Mensch am zweckmässigsten, d. h. mit einem möglichst geringen Aufwand und mit den geeignetsten Mitteln ernährt und auf einen bestimmten gewünschten Ernährungszustand gebracht werden kann. Auf die Ergebnisse der Stoffwechselbilanz baut sich die praktische Ernährungslehre auf.

§ 1. Methodik der Stoffwechseluntersuchungen.

Zur Aufstellung der Stoffweehselbilanz ist es nötig, die Mengen sämtlieher Einnahmen und sämtlieher Ausgaben und das Körpergewicht zu kennen.

Die Einnahmen sind die Nahrung und der eingeatmete Sauerstoff.

Die Ausgaben sind enthalten in Harn, Kot, Schweiß, Ausatmungsluft; kleinere Mengen im Hauttalg, in den abgestoßenen verhornten Epithelien, Haaren und Nägeln, zeitweise in Menstruationsblut, Milch und Samen. Von diesen Ausgaben werden in der Regel nur die in Harn, Kot, Atmungsluft enthaltenen bei der Stoffwechselbilanz verwertet, weil die anderen wegen der Kleinheit ihres Betrages nicht berücksichtigt zu werden brauchen oder durch die Versuchsbedingungen ausgeschlossen werden können.

Das Ideal eines Stoffwechselversuches würde nun sein, jeden Bestandteil der Einnahmen und Ausgaben einzeln quantitativ zu bestimmen und das Resultat zur Feststellung der Stoffwechselbilanz zu verwerten. Dies stößt jedoch auf unüberwindliche methodische Schwierigkeiten. Es genügt aber auch, nur einzelne Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben oder gar nur einige Elemente derselben, speciell Kohlenstoff, Stickstoff und den eingeatmeten Sauerstoff, manchmal noeh Schwefel und Phosphor ihrer Menge nach zu kennen, um wichtige Aufschlüsse über die Größe und die Art des Stoffumsatzes zu erhalten.

Der **Stickstoff,** sowohl der Einnahmen als auch der Ausgaben, wird direkt bestimmt nach dem Princip der Kjeldahlschen Methode, bei der der Stickstoff der zu analysierenden Substanz dureh Kochen mit koncentrierter Sehwefelsäure und Quecksilber in Ammoniak übergeführt und als solches bestimmt wird.

Der **Kohlenstoff** in den Einnahmen sowie im Harn und Kot wird durch Elementaranalyse ermittelt. Dagegen wird der exspirierte Kohlenstoff aus der Menge der ausgeatmeten Kohlensäure bereehnet.

Der eingeatmete **Sauerstoff** wird entweder direkt bestimmt, indem man die Sauerstoffabnahme der Respirationsluft ermittelt, oder er wird aus anderen Daten der Stoffwechselbilanz bereehnet.

Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung durch die Atmung bezeichnet man als „respiratorischen Stoffwechsel".

Zur Ermittlung des respiratorischen Stoffwechsels bedient man

sich 1. des Pettenkofer-Voitschen, 2. des Regnault-Reisetschen, 3. des Geppert-Zuntzschen Apparates.

Durch den ersten Apparat werden die gasförmigen Ausgaben des Körpers an Kohlensäure und Wasserdampf direkt bestimmt; hiezu atmet die Versuchsperson in einer luftdicht gebauten Kammer, durch die eine mittels Gasuhr gemessene Menge Luft von bekanntem Kohlensäure- und Wasserdampfgehalt geleitet wird. In der aus der Kammer ausströmenden Luft wird die Zunahme an Kohlensäure und Wasserdampf bestimmt, indem man einen genau abgemessenen Teil der Luft durch gewogene mit Schwefelsäure für das Wasser, mit Kalilauge oder Natronkalk für die Kohlensäure beschickte Absorptionsgefäße gehen läßt, in denen der Wasserdampf und die Kohlensäure zurückgehalten werden. Die Gewichtszunahme der Absorptionsgefäße entspricht der Menge des zurückgehaltenen Wasserdampfes oder Kohlensäure. Aus den erhaltenen Werten kann die vom Versuchsobjekt abgegebene Menge Kohlensäure und Wasserdampf berechnet werden.

Der eingeatmete Sauerstoff wird indirekt bestimmt auf Grund folgender Ueberlegung. Die Summe sämtlicher Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff) und des Körpergewichts zu Beginn des Versuchs muß gleich sein der Summe sämtlicher Ausgaben und des Körpergewichts am Ende des Versuchs. Daraus folgt:

Sauerstoff = (Endgewicht + Ausgaben) — (Anfangsgewicht + Nahrung).

Für diese Berechnung hat man also außer den gasförmigen Ausgaben noch das Gewicht des Harns, Kotes und der Nahrung, sowie das Körpergewicht am Anfang und Ende des Versuchs zu bestimmen.

Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset bezweckt direkte Bestimmung des eingeatmeten Sauerstoffs. Er besteht im wesentlichen aus einer luftdicht geschlossenen Kammer, in die von außen nur reiner Sauerstoff zutritt, während die gebildete Kohlensäure von Kalilauge absorbiert wird. Die dadurch entstandene Verminderung des Gasvolums innerhalb der Kammer veranlaßt die Aspiration neuer Mengen Sauerstoff. Der verbrauchte, in die Kammer eingetretene Sauerstoff kann dem Volumen nach bestimmt werden. Die Kalilauge enthält die ganze producierte Menge Kohlensäure.

Während bei den vorstehenden beiden Methoden der Bestimmung des Gaswechsels auch die durch die Haut abgegebenen Mengen mitbestimmt werden, ist die Methode von Geppert und Zuntz nur auf die Ermittelung des Gaswechsels durch die Lungen beschränkt. Denn die Versuchsperson atmet nicht in einer geschlossenen Kammer, sondern bei geschlossener Nase durch ein Mundstück, das in Verbindung mit den sog. Müllerschen Ventilen die leichte Trennung von Inspirations- und Exspirationsluft gestattet.

Auch bei dieser Methode wird der aufgenommene Sauerstoff wie die abgegebene Kohlensäure direkt bestimmt, indem auf gasanalytischem Wege in abgemessenen Mengen Inspirations- und Exspirationsluft Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt festgestellt werden. Aus der gefundenen Differenz läßt sich dann, da die gesamte, während der Versuchsdauer ein- und ausgeatmete Luft durch eine Gasuhr gemessen wird, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffs berechnen.

Gelegentlich ist es auch von Interesse, den Umsatz an Schwefel und Phosphor und an Salzen zu kennen. Sehwefel und Phosphor werden in den Einnahmen und im Kot durch Oxydation in Schwefelsäure und Phosphorsäure übergeführt und in dieser Form bestimmt.

Durch den Harn werden Schwefel und Phosphor schon oxydiert als Schwefelsäure und Phosphorsäure ausgeschieden.

Die Salze werden in den Einnahmen und Ausgaben als Asche gewogen.

Das Wasser wird für gewöhnlich bei der Stoffwechselbilanz als solches in Rechnung gebracht.

Versuche über den Gesamtstoffwechsel müssen, sofern sie einen Wert für die Beurteilung des Stoffumsatzes im Körper haben sollen, sich über längere Zeitperioden erstrecken. Gewöhnlich werden die Ergebnisse solcher Versuche, sofern sie nicht schon an sich die Dauer von 24 Stunden haben, auf diese Zeit berechnet.

§ 2. Verwertung der Resultate der Stoffwechseluntersuchung.

Die Kohlenstoffbestimmung liefert die Grundlage zur Beurteilung des Verhaltens aller organischen Nahrungsstoffe im Körper. Besteht **Kohlenstoffgleichgewicht,** d. h. ist gerade so viel Kohlenstoff aufgenommen wie ausgeschieden, so wird eine der aufgenommenen Menge organischer Substanz gleiche Menge auch im Körper verbrannt. Wird mehr Kohlenstoff aufgenommen als ausgeschieden, so setzt der Körper organische Substanz an; wird dagegen mehr ausgeschieden als aufgenommen, so verliert der Körper von seinem Bestande an organischer Substanz.

Die Stickstoffbestimmung gibt Aufschluß über das Verhalten des Eiweiß im Körper, weil der in der Nahrung aufgenommene Stickstoff fast ausschließlich im Eiweiß enthalten ist. Da den Eiweißstoffen im Mittel 16 % Stickstoff zukommt, so hat man die gefundene Stickstoffmenge mit 6,25 zu multiplicieren, um die betreffende Menge Eiweiß zu erhalten. Wird gerade so viel Stickstoff ausgeschieden wie aufgenommen, d. h. befindet sich der Körper im **Stickstoffgleichgewicht,** so wird alles aufgenommene Eiweiß zersetzt. Wird mehr Stickstoff aufgenommen als ausgeschieden, so erfolgt Eiweißansatz (Fleischmast). Gibt der Körper mehr Stickstoff ab, als er aufnimmt, so verliert er von seinem Eiweißbestand.

Im Eiweiß verhält sich die Menge des Stickstoffs zu der des Kohlenstoffs wie 1:3,3. Mit Hilfe dieser Zahl läßt sich aus den Ergebnissen der Stickstoffbestimmungen in Einnahmen und Ausgaben berechnen, wie viel von dem ein- und ausgeführten Kohlenstoff auf Eiweiß entfällt. Subtrahiert man den auf Eiweiß entfallenden Kohlenstoff von dem Gesamtkohlenstoff der Einnahmen oder Ausgaben, so erhält man den Teil des aufgenommenen oder

ausgeschiedenen Kohlenstoffs, der auf die stickstofffreien Nahrungsstoffe Fett und Kohlehydrate kommt. Man kann so berechnen, wie viel stickstofffreie Nahrungsstoffe neben Eiweiß im Körper verbraucht werden und ob Ansatz oder Verlust stickstofffreier Körpersubstanz stattfindet.

Bestimmungen des eingeatmeten **Sauerstoffs** sind für die Beurteilung der Stoffwechselvorgänge von besonderer Bedeutung, weil die Menge des eingeatmeten Sauerstoffs beim Warmblüter ein Maß für die Gesamtgröße der Verbrennung im Körper ist. Aus dem Sauerstoffverbrauch läßt sich nämlich auch berechnen, wie viel Wasserstoff neben Kohlenstoff im Körper oxydiert worden ist.

Bei Kaltblütern hat die Sauerstoffbestimmung weniger Wert, weil der eingeatmete Sauerstoff nicht gleich verbraucht, sondern für kürzere oder längere Zeit aufgespeichert wird, denn Kaltblüter können sogar einige Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben. Warmblüter dagegen speichern keine erheblichen Mengen von Sauerstoff auf. Sie können die Sauerstoffzufuhr höchstens einige Minuten entbehren. Eine Ausnahme machen hierin nur die warmblütigen Winterschläfer, die während der Zeit des Wachens einen nicht unerheblichen Vorrat von Sauerstoff aufspeichern zu können scheinen.

Der **respiratorische Quotient**, d. i. das Volumverhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff gibt an, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff zur Verbrennung des durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlenstoffs verbraucht wird und wie viel auf die Oxydation anderer Elemente, speciell des Wasserstoffs, entfällt.

Wird nur Kohlenstoff durch den Sauerstoff zu Kohlensäure oxydiert, so entsteht ein dem verbrauchten Volumen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure. Der respiratorische Quotient ist in diesem Falle gleich **1**. Wird neben Kohlenstoff aber auch Wasserstoff oxydiert, so ist bei gleichem Sauerstoffverbrauch das Volumen der entstandenen Kohlensäure um so kleiner, je mehr Sauerstoff zur Bildung von Wasser verbraucht wurde; der respiratorische Quotient wird kleiner als 1.

Der respiratorische Quotient würde bei der Verbrennung von Kohlehydraten allein **1**, von Eiweiß allein **0,8**, von Fett allein **0,7** betragen.

Die Kohlehydrate enthalten an sich schon so viel Sauerstoff, als zur Bindung ihres Wasserstoffs nötig ist, der eingeatmete Sauerstoff kann daher ganz zur Oxydation des Kohlenstoffs verwendet werden, 1 l verbrauchten Sauerstoffs liefert daher 1 l Kohlensäure. Eiweiß und Fett enthalten an sich noch nicht genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs; auf 1 l Sauerstoffverbrauch entfallen daher bei der Eiweißverbrennung nur 800 cm^3 Kohlensäure, bei der Fettverbrennung sogar nur 700 cm^3.

Demnach ist zu schließen, daß neben Eiweiß vor allem Kohlehydrate im Körper verbrannt wurden, wenn der beobachtete respira-

torische Quotient nur wenig kleiner als 1 ist, daß aber neben Eiweiß vorwiegend Fett verbrannt wurde, wenn der beobachtete respiratorische Quotient nicht viel größer als 0,7 ist.

Es läßt sich sogar aus den angeführten Daten ganz genau berechnen, wie viel Fett und Kohlehydrat verbrannt sein muß. Zu dem Zwecke wird zunächst aus der Stickstoffzahl ausgerechnet, wie viel Eiweiß im Körper verbrannt worden ist. Man berechnet dann weiter

1. wie viel von dem Wasserstoff und Sauerstoff des verbrannten Eiweiß im Harnstoff mit ausgeschieden ist,

2. wie viel Wasserstoff im verbrannten Eiweiß schon durch den Sauerstoff, der in diesem Eiweiß nach Abzug des auf Harnstoff entfallenden Teil- noch vorhanden ist, gebunden wird.

Was nach Abzug dieser beiden berechneten Wasserstoffmengen von der ganzen Wasserstoffmenge des verbrannten Eiweiß noch übrig bleibt, muß durch einen Teil des eingeatmeten Sauerstoffs gebunden sein.

Subtrahiert man diesen Teil des eingeatmeten Sauerstoffs von dem nach Ausweis des respiratorischen Quotienten auf die Verbrennung des Wasserstoffs im ganzen entfallenden Teil, so erhält man diejenige Sauerstoffmenge, die zur Verbrennung des Wasserstoffs im Fett verwendet worden ist. Daraus läßt sich nun die verbrannte Fettmenge selbst berechnen, und wenn man jetzt die Menge des verbrannten Eiweiß und Fettes kennt, so lassen sich die entsprechenden Kohlenstoffzahlen benutzen, um auch die Menge der verbrannten Kohlehydrate zu berechnen.

Als Standardzahlen, die nach diesem Rechnungsverfahren erhalten sind, und die bei solchen Rechnungen verwertet werden können, sind folgende zu nennen:

100 g Eiweiß erfordern zur vollständigen Verbrennung ihres nicht im Harnstoff ausgeschiedenen Wasserstoffs 24 g oder 17 l des eingeatmeten Sauerstoffs.

100 g Fett erfordern zur vollständigen Verbrennung ihres Wasserstoffs 88 g oder 62 l des eingeatmeten Sauerstoffs.

Der respiratorische Quotient kann auch größer als 1 werden, wenn ein größeres Volumen Kohlensäure ausgeschieden, als Sauerstoff aufgenommen wird. Das ist der Fall, wenn im Körper sauerstoffreiche Substanzen zu sauerstoffärmeren, z. B. Kohlehydrate zu Fetten, reduciert werden.

Der respiratorische Quotient kann aber auch kleiner sein als bei reiner Fettverbrennung, wenn der eingeführte Sauerstoff in Form sauerstoffreicherer Verbindungen aufgespeichert wird.

Der respiratorische Quotient ist demnach je nach der Art der verbrannten Nahrungsstoffe beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Aber auch unabhängig von der Nahrung kann man ein periodisches Schwanken des respiratorischen Quotienten beobachten, indem zu der einen Zeit relativ mehr Kohlensäure ausgeschieden, zu einer anderen relativ mehr Sauerstoff aufgenommen wird, was darauf hindeutet, daß der aufgenommene Sauerstoff nicht immer unmittelbar zur Bildung von Kohlensäure verwendet wird, sondern

zuerst sauerstoffreichere Verbindungen bildet, die dann erst in einer späteren Periode zu Kohlensäure und Wasser vollständig oxydiert werden.

Die Bestimmungen des Schwefels und des Phosphors in Einnahmen und Ausgaben sind ebenfalls von Bedeutung für die Beurteilung des Eiweißstoffwechsels.

Die Wasserbilanz gibt nicht nur an, wie viel Wasser ein- und ausgeführt wurde, sondern auch wie viel Wasser bei der Verbrennung im Körper entstanden ist.

Für die durch den Kot ausgeschiedenen Stoffe muß hier noch bemerkt werden, daß der Kot nicht nur Endprodukte des Stoffwechsels, sondern auch unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile enthält. Die Menge der letzteren muß von der Menge der eingeführten Nahrung abgezogen werden, weil die nicht resorbierten Nahrungsstoffe nicht mit in die Berechnung der eigentlichen Stoffwechselgröße gezogen werden dürfen. Es ist jedoch noch nicht möglich, die Menge der im Kot enthaltenen und nicht resorbierten Nahrungsstoffe getrennt von der der Stoffwechselprodukte genau zu bestimmen. Man schätzt für den Menschen den durch den Kot in Form von Stoffwechselendprodukten täglich ausgeschiedenen Stickstoff auf 1 g. Diese Schätzung gründet sich auf Beobachtungen über die Grösse der Kotausscheidung beim Hunger.

Anhang: Beispiel einer Stoffwechselbilanz.

Zur Erläuterung einer Stoffwechselbilanz sei folgender Fall angenommen. Ein Mann von 70 kg Anfangsgewicht verbleibe während 24 Stunden in der Kammer des Voitschen Respirationsapparates und ernähre sich mit Fleisch, Brot, Butter, Kartoffel, Kochsalz und Trinkwasser, wobei sein Körpergewicht auf 70,158 kg steige. Es sollen betragen:

1. Die Einnahmen durch die Nahrung (in Gramm):

Eiweiß	150,	darin	80	C,	24	N
Fett	100,	„	76	„	—	„
Kohlehydrate . . .	400,	„	176	„	—	„
Salze	30,	„	—	„	—	„
Wasser	2100,	„	—	„	—	„
Gesamtnahrung . .	2780,	darin	332	C,	24	N

2. Die Ausgaben durch Harn, Kot und Respiration (in Gramm):

Harn	1355,	darin	1280	H_2O,	24	Salz,	12 C,	18 N
Kot	120,	„	85	„	6	„	18 „	3 „
Respiration . . .	1867,	„	950	„	—	„	250 „	— „
Gesamtausgaben .	3342,	darin	2315	H_2O,	30	Salz,	280 C,	21 N

Die Versuchsperson hätte demnach ausgegeben 3342 g. Diesen Ausgaben stehen gegenüber 2780 g Einnahmen in der Nahrung. Nun ist aber

das Körpergewicht während der Versuchsdauer um 158 g gestiegen. Es muß deshalb außer durch die Nahrung noch auf einem anderen Wege Stoff zugeführt worden sein, und das ist der eingeatmete Sauerstoff.

3. Die Berechnung des eingeatmeten Sauerstoffs ergibt:

$$\begin{aligned}\text{Sauerstoff} &= (\text{Endgewicht} + \text{Ausgaben}) - (\text{Anfangsgewicht} + \text{Nahrung})\\ &= (70158 + 3342)\ \text{g} - (70000 + 2780)\ \text{g}\\ &= \mathbf{720\ g.}\end{aligned}$$

4. Es ergibt sich demnach folgende Gesamtstoffbilanz (in Gramm):

Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff) .	3500,	darin 332 C,	24 N,	30 Salz
Ausgaben	3342,	„ 280 „	21 „	30 „
Differenz	+ 158,	+ 52 C.	+ 3 N.	— Salz

Diese Tabelle lehrt folgendes:

1. Es besteht kein Stickstoffgleichgewicht, denn es sind 3 g Stickstoff weniger ausgeschieden als eingeführt. Diese 3 g N müssen im Körper abgelagert sein und zwar in Form von 20 g Eiweiß.

2. Es besteht kein Kohlenstoffgleichgewicht, denn es sind 52 g Kohlenstoff weniger ausgeschieden als eingeführt. Diese 52 g Kohlenstoff müssen im Körper abgelagert sein.

Aus den Stickstoffzahlen läßt sich berechnen, daß 80 g Kohlenstoff auf das eingeführte und 69 g Kohlenstoff auf das umgesetzte Eiweiß entfallen. Folglich sind 252 g Kohlenstoff in den eingenommenen und 211 g Kohlenstoff in den verbrannten stickstofffreien Nahrungsstoffen enthalten. Es hat demnach Ansatz von so viel stickstofffreier Substanz stattgefunden als 41 g Kohlenstoff entspricht.

3. Ob die abgelagerten 41 g Kohlenstoff in Form von Fett oder von Kohlehydrat im Körper enthalten sind, läßt sich entnehmen aus der Größe des respiratorischen Quotienten. Das Volumen der ausgeschiedenen Kohlensäure beträgt 464 l; das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs 504 l. Hieraus berechnet sich der respiratorische Quotient:

$$\text{RQ} = \frac{\text{Vol. } CO_2}{\text{Vol. } O_2} = \frac{464}{504} = 0{,}92.$$

Dieser respiratorische Quotient von 0,92 ist kleiner als 1: d. h. es ist der eingeatmete Sauerstoff auch zur Oxydation von Wasserstoff verbraucht worden. Er ist aber viel größer als der des Eiweiß, d. h. es sind neben Eiweiß jedenfalls nur wenig Fett, dagegen vorwiegend Kohlehydrate verbrannt worden.

Rechnet man aus, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff nicht zur Verbrennung von Kohlenstoff, sondern zur Bildung von Wasser verbraucht ist, so erhält man hiefür 57 g Sauerstoff. Der dadurch gebundene Wasserstoff entstammt dem Eiweiß und Fett, nicht den Kohlehydraten, weil letztere ja schon genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs enthalten.

Von dem Nahrungseiweiß sind etwa 116 g verbrannt; diese nehmen zur vollständigen Verbrennung ihres nicht im Harnstoff ausgeschiedenen Wasserstoffs noch 28 g des eingeatmeten Sauerstoffs in Anspruch.

Vom Nahrungsfett sind etwa 90 g ausgenützt, die zur Verbrennung ihres Wasserstoffs außer dem schon in ihnen enthaltenen Sauerstoff noch 79,2 g nötig haben würden. Von dem eingeatmeten Sauerstoff stehen aber nur noch 57 — 28, d. s. 29 g zur Verfügung. Daher können nur etwa 34 g

Fett oxydiert sein, die übrigen 56 g sind im Körper abgelagert. 56 g Fett enthalten 43 g Kohlenstoff; diese so berechnete Zahl stimmt annähernd mit der gefundenen (41 g) überein.

Es müssen demnach die im Körper zurückgebliebenen, nicht im Eiweiß enthaltenen 41 g Kohlenstoff in Form von 53 g Fett abgelagert worden sein, während der Kohlenstoff der Kohlehydrate ganz oxydiert wurde.

4. Es wären also im Körper 20 g Eiweiß und 53 g Fett abgelagert worden. Im ganzen hat sich jedoch eine Gewichtszunahme von 158 g, also 85 g mehr, gezeigt. Diese 85 g können nur als Wasser im Körper vorhanden sein. Die Wasserbilanz ergibt, daß 2100 g Wasser aufgenommen, 2315 g Wasser abgegeben worden sind, also mehr Wasser ausgeschieden als aufgenommen wurde. Doch muß berücksichtigt werden, daß im Körper bei der Verbrennung Wasser entstanden ist. Es wurden nämlich aus den verbrannten Kohlehydraten 220 g, aus dem verbrannten Eiweiß 48 g und aus dem verbrannten Fett 33 g, im ganzen 300 g Wasser gebildet. Davon sind ausgeschieden 215 g, während der Rest von 88 g im Körper zurückgeblieben ist. Diese berechnete Zahl stimmt ziemlich mit der beobachteten Zahl überein.

5. Die Salzbilanz zeigt, daß gerade so viel Salz ausgeschieden als aufgenommen wurde. Der Salzgehalt des Körpers hat also weder zu- noch abgenommen.

§ 3. Der Stoffwechsel unter verschiedenen Bedingungen.

Auf die Größe des Stoffumsatzes haben Einfluß:

1. Menge und Zusammensetzung der zugeführten Nahrung:
2. Arbeitsleistung und Wärmeabgabe des Organismus:
3. Körpergröße, Alter und Geschlecht.

I. Einfluss der Nahrung auf den Stoffwechsel.

A. Der Stoffwechsel beim Hunger.

Für das Verständnis der Stoffwechselvorgänge im Körper sind von großer Wichtigkeit die Ergebnisse der Stoffwechselversuche beim Hunger, wenn also dem Körper gar keine Nahrung oder nur ein Teil der notwendigen Nahrungsstoffe zugeführt wird und er mehr oder weniger auf Kosten seiner eigenen Leibessubstanz die Verbrennungsprocesse unterhalten muß.

Der Hunger kann sein ein vollständiger, wenn gar keine Nahrungsstoffe zugeführt werden, oder ein teilweiser, wenn die Zufuhr nur einzelner Nahrungsstoffe ausfällt, oder wenn zwar sämtliche notwendigen Nahrungsstoffe, jedoch in unzureichender Menge eingeführt werden.

a) Absoluter Hunger.

Wenn gar keine Nahrung eingeführt wird, gehen die Verbrennungsprocesse doch weiter vor sich, nehmen aber an Intensität

ab. Nach dem Sauerstoffverbrauch bemessen, sinkt die Verbrennungsgröße bis zum Eintritt des Hungertodes um etwa 20—25%.

Es verbrennen in diesem Falle die im Körper aufgespeicherten Brennmaterialien. Der Anteil der einzelnen Brennstoffe an der Verbrennung ist aber in den verschiedenen Perioden des Hungers ein verschiedener. In der ersten Periode des Hungers verbrennen vorwiegend Kohlehydrate und Eiweiß, in der zweiten vorwiegend Fett, in der dritten Eiweiß.

Dementsprechend nimmt der respiratorische Quotient in der ersten Periode ab, behält dann in der zweiten Periode konstant einen kleinen Wert bei, und steigt einige Tage vor Eintritt des Hungertodes wieder an. Die Ausscheidung der stickstoffhaltigen Endprodukte des Stoffwechsels nimmt in der ersten Periode zuerst oft um etwas zu, dann ab, bleibt dann in der zweiten Periode konstant niedrig und steigt schließlich wieder in der letzten Periode unter Umständen sogar auf eine größere Zahl als vor dem Hunger. Aehnlich wie die Stickstoffausscheidung verhält sich auch die Ausscheidung der beim Gewebszerfall gebildeten Salze (Sulfate und Phosphate), sowie des Wassers. Die Kochsalzausscheidung dagegen nimmt nur ab und hört schließlich fast ganz auf.

Die Dauer jeder der drei Perioden des Hungers ist abhängig von dem Gehalt des Körpers an den einzelnen Brennmaterialien. Z. B. ist bei einem fettarmen Individuum die Dauer der zweiten Periode sehr abgekürzt.

Da der Eiweißverbrauch sowohl in der ersten, wie in der letzten Periode größer ist, als in der zweiten, so folgt, daß ein Teil des Körpereiweiß leichter, ein anderer schwerer verbrennlich ist, als Fett.

Der Stoffverlust beim Hunger betrifft nicht alle Organe in demselben Maße. Hauptsächlich sind dabei das Fettgewebe, die Muskeln und die großen Unterleibsdrüsen, weniger das Herz, das Gehirn und die Atemmuskulatur beteiligt. Mit dem Hunger muß demnach ein fortwährender Schwund an Körpergewicht einhergehen, der in den ersten Hungertagen am größten ist und der zu zwei Dritteln durch Wasserverlust, zu einem Drittel durch Verlust an Körpereiweiß und Fett bedingt ist; der Fettverlust kann dem Gewichte nach das Zwei- bis Vierfache des Eiweißverlustes betragen.

Der Eintritt des Todes ist daher abhängig von dem Ernährungszustande bei Beginn des Hungers und erfolgt ungefähr dann, wenn mehr als die Hälfte des Körpergewichtes verloren gegangen ist.

Neben dem Stoffverlust bedingt der Hunger noch folgende Erscheinungen: die Herztätigkeit wird schwächer, die Zahl der Herzschläge ist vermindert. Es stellt sich allgemeine Schwäche ein (psychischer Depressionszustand). Die Körpertemperatur erleidet erst kurz vor Eintritt des Todes eine erhebliche Abnahme. Das bei der Darmfäulnis entstandene Indol und die aromatischen Oxysäuren verschwinden aus dem Harn, dagegen wird bis zum Eintritt des Todes Phenolschwefelsäure durch den Harn ausgeschieden.

b) **Partieller Hunger.**

1. Fehlen einzelner Nahrungsstoffe in der Nahrung.

α) Unentbehrlich sind Wasser, Salze und Eiweiß in der Nahrung. Fehlt einer dieser Stoffe in der Nahrung, so geht der Körper früher oder später zu Grunde.

Bei alleinigem Wasser- oder Salzhunger tritt der Hungertod sogar früher ein, als bei absolutem Hunger, offenbar weil ein gewisses Verhältnis von Wasser und Salzen zu den organischen Körperbestandteilen für die Erhaltung des Lebens nötig ist. Bei alleinigem Eiweißhunger dagegen tritt der Hungertod später ein als beim absoluten Hunger, besonders wenn von organischen Nahrungsstoffen Fett, Kohlehydrat oder gar Leim in der Nahrung zugeführt werden.

Wasserhunger allein führt schließlich zu absolutem Hunger, weil die Aufnahme trockener Nahrung sehr bald verweigert wird.

Bei Salzhunger nimmt die Kochsalzausscheidung, wie beim absoluten Hunger ab und hört schließlich fast ganz auf. Die Ausscheidung der beim Gewebszerfall entstehenden Salze geht dagegen fortgesetzt weiter, freilich in geringerem Maße, als beim absoluten Hunger, weil ein Teil dieser Salze zusammen mit eingeführten organischen Nahrungsstoffen wieder zur Regeneration von Geweben benutzt wird.

Bei alleinigem Eiweißhunger tritt der Hungertod später ein, weil durch die Verbrennung des Fetts und der Kohlehydrate der Nahrung der Zerfall des Körpereiweiß verzögert wird. Der Hungertod tritt dann ohne prämortale Steigerung der Stickstoffausscheidung ein. Zufuhr von Leim verzögert den Hungertod noch mehr, als alleinige Zufuhr stickstofffreier Nahrungsstoffe.

β) Mangel an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung bei genügender Eiweißzufuhr führt wenigstens bei Fleischfressern nicht zum Hungertode. Beispielsweise kann ein Hund durch Ernährung mit magerem Fleisch, das fast reine Eiweißnahrung ist, auf seinem Bestande erhalten werden. Die Ernährung des Menschen mit Eiweiß allein ist längere Zeit hindurch nicht durchführbar, weil er die hiezu nötige Fleischmenge nicht verdauen kann.

2. Werden alle nötigen Nahrungsstoffe in den Körper eingeführt, aber nicht in hinreichender Menge, so sind zwei Fälle zu unterscheiden:

α) Die Menge reicht absolut nicht aus; der Körper zehrt stetig von seinem eigenen Bestande weiter, dann muß schließlich auch der Hungertod eintreten, aber bedeutend später als beim absoluten Hunger.

β) Die Menge der eingeführten Nahrungsstoffe ist nur relativ unzureichend, um den Bestand des Körpers zu Beginn des Hungers zu erhalten. Es verliert in diesem Falle der Körper so viel von

seiner Substanz, bis die zugeführte Nahrung mit dem Verbrauche im Gleichgewicht ist. Nun bleibt der Körper auf dem erreichten Bestand. Der Körper magert in diesem Falle ab, geht aber nicht zu Grunde.

B. Stoffwechsel bei ausreichender Nahrungszufuhr.

Die Nahrungszufuhr veranlaßt eine Steigerung des Gesamtstoffwechsels gegenüber dem Hunger. Indes verhält sich der tierische Organismus nicht etwa wie ein Ofen, der umsomehr Brennmaterial verbrennt, je mehr ihm zugeführt wird, denn er kann einen beträchtlichen Teil des zugeführten Brennmaterials in sich ablagern. Außerdem ist diese Stoffwechselsteigerung weniger abhängig von der absoluten Menge des zugeführten Brennmaterials, als von dessen Zusammensetzung.

1. Einfluß des Eiweiß auf den Stoffwechsel.

Der Einfluß des Eiweiß auf den Stoffwechsel läßt sich am besten untersuchen bei Fleischfressern, denen man außer Wasser und Salz nur noch Eiweiß in der Nahrung zuzuführen braucht.

Angenommen, ein möglichst fettarmer Hund werde zunächst mit so viel Eiweiß ernährt, als er umsetzt, es bestehe also Stickstoffgleichgewicht. Wird nun bei diesem von einem bestimmten Termine ab mehr Eiweiß in der Nahrung eingegeben, so wird der weitaus größere Teil des mehr zugeführten Eiweiß verbrannt, nur ein kleiner Teil im Körper als Fleisch angesetzt.

Vermehrte Eiweißzufuhr steigert mithin den Eiweißumsatz über das Bedürfnis hinaus.

Dieser gesteigerte Eiweißumsatz ist als „Luxuskonsumtion" aufgefaßt worden, dürfte aber doch nicht unzweckmäßig sein, weil dadurch die Leistungsfähigkeit des Körpers erhöht wird.

Durch den gleichzeitig stattfindenden, wenn auch geringen Fleischansatz wird aber auch das Eiweißbedürfnis etwas gesteigert, weil dieses abhängig ist von dem Fleischbestande des Körpers. Nach dauernder Eingabe der überreichlichen Eiweißmenge nimmt deshalb das Eiweißbedürfnis des Körpers allmählich zu, so weit, bis es wieder gleich dem zugeführten Eiweiß ist; dann besteht wieder Stickstoffgleichgewicht.

Die Möglichkeit eines derartigen Fleischansatzes ist allerdings eine beschränkte, weil sehr große Eiweißmengen von den Verdauungsorganen nicht mehr bewältigt werden können.

Wird bei einem Hunde, der sich zunächst bei ausschließlicher Eiweißzufuhr im Stickstoffgleichgewicht befindet, von einem be-

stimmten Termine ab weniger Eiweiß in der Nahrung eingeführt, so verliert der Körper von seinem Fleischbestande, bis dieser eine solche Größe erreicht hat, daß das zugeführte Eiweiß dem Eiweißbedürfnisse des Fleischbestandes wieder entspricht und wieder Stickstoffgleichgewicht hergestellt ist.

Von einer unteren Grenze der Eiweißzufuhr ab stellt sich das Stickstoffgleichgewicht freilich nicht mehr her, es zersetzt der Körper fortwährend mehr Eiweiß, als ihm zugeführt wird, und die Folge davon ist der Hungertod. Die kleinste Menge Eiweiß, mit der sich das Tier bei reiner Eiweißnahrung noch auf Stickstoffgleichgewicht setzen kann, ist aber nicht etwa gleich der im absoluten Hunger zersetzten Eiweißmenge, sondern etwa $2^1/_2$mal so groß.

Innerhalb gewisser Grenzen kann sich der Körper also mit beliebig großen Mengen eingeführten Eiweiß auf Stickstoffgleichgewicht stellen.

2. Der Einfluß des Fettes und der Kohlehydrate auf den Stoffwechsel.

Wird ein Mensch mit gemischter Nahrung (Eiweiß, Fett, Kohlehydrate, Wasser und Salze) auf Stoffwechselgleichgewicht gesetzt, und wird dann die Menge der stickstofffreien Nahrungsstoffe (Fett und Kohlehydrate) vergrößert, so wird dadurch der Umsatz der stickstofffreien Substanzen gesteigert, aber der Eiweißumsatz dafür annähernd entsprechend den Gesetzen der Isodynamie (siehe S. 99) eingeschränkt, so daß in Wirklichkeit keine allgemeine Steigerung der Verbrennungsgröße resultiert. Fett und Kohlehydrate wirken also eiweißsparend, das ersparte Eiweiß wird als Fleisch im Körper angesetzt. Besteht alsdann noch ein Ueberschuß an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung, so wird dieser im Körper ganz und zwar vorwiegend als Fett abgelagert.

Die Kohlehydrate werden leichter verbrannt, als die Fette, und wirken deshalb viel stärker eiweißsparend. Auch der Leim wirkt eiweißsparend, nur in noch viel höherem Grade als sogar die Kohlehydrate. Es kann durch Leim bis zu 30% Eiweiß erspart werden, durch Kohlehydrate nur bis etwa 15%, durch Fett noch weniger.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweißzufuhr gesteigert, so wird, ähnlich wie bei reiner Eiweißnahrung, das Mehr an zugeführtem Eiweiß zum Teil angesetzt, zum Teil verbrannt. Auch bei gemischter Kost wird demnach durch vermehrte Eiweißzufuhr Steigerung des Eiweißumsatzes bewirkt, jedoch wird durch die Mehrverbrennung des Eiweiß die Fett- und Kohlehydrat-

verbrennung etwas eingeschränkt, so daß es zum Fettansatz kommt. Anderseits wirken Fett und Kohlehydrate auch hier insofern eiweißsparend, als ein relativ größerer Teil des Eiweiß angesetzt, ein geringerer Teil verbrannt wird, als bei reiner Eiweißnahrung.

Im allgemeinen neigt der Körper dazu, bei der Verbrennung das Eiweiß den Kohlehydraten und Fetten vorzuziehen, wenn alle drei Stoffe in überreichlichen Mengen in der Nahrung eingeführt werden.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweißzufuhr vermindert, so muß dementsprechend mehr Fett oder Kohlehydrat eingegeben werden, damit der Körper nichts von seinem Bestand verliert. Das Minimum der Eiweißzufuhr bei gemischter Kost oder das unentbehrliche Eiweiß (siehe S. 99) beträgt für den Menschen etwa 70 g täglich; man hat sogar beobachtet, daß kurze Zeit hindurch bloß 40 g Eiweiß genügen, aber bei solch geringen Mengen Nahrungseiweiß müssen mehr Fett und Kohlehydrate zugeführt werden, als den Gesetzen der Isodynamie entspricht. Dabei verhalten sich aber auch die das Eiweiß ersetzenden Nahrungsstoffe verschieden: am günstigsten ist Leim, weniger günstig die Kohlehydrate, am ungünstigsten Fett. Für Fett kommt hiebei noch in Betracht, daß übermäßige Zufuhr desselben sogar Steigerung des Eiweißumsatzes bewirkt.

Der Körper kann demnach zwar durch verschiedene Mischungsverhältnisse der Nahrungsstoffe auf seinem Stoffbestand erhalten werden, aber die zweckmäßigste Art der Mischung oder **das rationelle Kostmass** ist für den erwachsenen Mann 100 g Eiweiß, 60 g Fett, 400 g Kohlehydrate. Zu diesen Zahlen ist man gekommen durch Untersuchung der Stoffwechselgröße bei verschiedenen Menschen. Dabei hat sich noch als bemerkenswert herausgestellt, daß die Zahlen bei Menschen mit verschiedener Beschäftigung und an verschiedenen Orten keine großen Verschiedenheiten aufweisen.

Rechnet man die 60 g Fett auf Grund des Gesetzes der Isodynamie in Kohlehydrate um, so ergibt sich im rationellen Kostmaß ein Verhältnis von Eiweiß zu den Kohlehydraten wie 1 : 5.5.

Wird durch die Ernährung nicht nur eine Erhaltung des Stoffbestandes im Körper bezweckt, sondern soll der Körper durch Fleisch- oder Fettansatz auf einen höheren Stoffbestand gebracht werden, so müssen entsprechend mehr Nahrungsstoffe gereicht werden. Auch hiebei ist es durchaus nicht gleichgültig, welcher

der Nahrungsstoffe in seiner Zufuhr gesteigert wird, um entweder Fleischmast oder Fettmast zu erzielen.

Fleischmast kann nur erzielt werden durch vermehrte Eiweißzufuhr, denn aus Fett und Kohlehydraten wird kein Fleisch gebildet. Bei vorwiegender Eiweißnahrung kann beim Menschen aber nur ein geringer Fleischansatz durch die Steigerung der Eiweißzufuhr erzielt werden. Am günstigsten für den Fleischansatz sind mittlere Gaben Eiweiß neben reichlichen Mengen Fett und Kohlehydraten. Für beträchtlichen Eiweißansatz sind aber noch andere Bedingungen als die Art der Nahrungszufuhr maßgebend; so wird der Fleischansatz (Zunahme des Muskelgewebes) vor allem begünstigt durch zweckmäßige Muskelübung (Training).

Fettmast. Das im Körper abgelagerte Fett entstammt:

a) dem Nahrungsfett. Denn wird ein in seiner Zusammensetzung dem Körper fremdes Fett, z. B. Rüböl mit Erucasäure, in der Nahrung zugeführt, so findet man danach dieses Fett im Körper abgelagert;

b) den eingeführten Kohlehydraten, aus denen Fett durch Reduktion und Synthese gebildet wird. Bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten erfolgt nämlich neben Glykogenansatz auch Ansatz von Körperfett.

Dementsprechend kann dann der respiratorische Quotient größer als 1 werden, denn aus den im Körper reducierten und in Fett umgewandelten Kohlehydraten wird Sauerstoff frei, der neben dem eingeatmeten Sauerstoff zur Kohlensäurebildung verwendet werden kann.

c) Daß auch aus Eiweiß Fett im Körper gebildet wird, ist zwar behauptet, aber nicht einwandfrei nachgewiesen worden.

Um Fettmast zu erzielen, ist die Zufuhr reichlicher Mengen von Fett und Kohlehydraten neben mittleren Gaben Eiweiß am günstigsten.

3. Der Einfluß des Wassers und der Salze.

Die Steigerung der Trinkwasserzufuhr bewirkt keine Veränderung der Stoffwechselgröße, sondern nur am ersten Tage eine beträchtliche Zunahme der Stickstoffausfuhr infolge besserer Ausspülung der stickstoffhaltigen Endprodukte aus dem Körper.

Ebensowenig wird durch vermehrte Kochsalzzufuhr eine Veränderung der Stoffwechselgröße bewirkt.

4. Einfluß der Genußmittel.

Zufuhr von Alkohol ändert die Stoffwechselgröße nicht. Der Alkohol wird im Körper gerade so wie die anderen stickstofffreien

Nahrungsstoffe und zwar schon kurze Zeit nach seiner Einfuhr vollständig verbrannt und kann deshalb Kohlehydrate und Fett in der Nahrung vertreten. Da aber der Alkohol ein stark wirkendes Nervengift ist, so kann er nicht als wertvolles Brennmaterial angesehen werden.

Ueber die Wirkung anderer Genußmittel auf den Stoffwechsel sind die Angaben widersprechend.

5. Einfluß des Sauerstoffs.

Willkürliche Verstärkung oder Abschwächung der Atemtätigkeit hat gar keinen Einfluß auf den Stoffwechsel, soweit nicht durch verminderte oder vermehrte Ventilation die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung für wenige Atemzüge etwas verändert wird und nicht die veränderte Tätigkeit der Atemmuskulatur allein die Verbrennungsgröße beeinflußt. Verminderung des Hämoglobingehaltes des Blutes durch Blutentziehung bis auf die Hälfte bewirkt auch keine Veränderung der Stoffwechselgröße, weil in diesem Falle immer noch durch vermehrte Atem- und Herztätigkeit und bessere Ausnützung des Oxyhämoglobins der Sauerstoffbedarf des Körpers vollständig gedeckt werden kann. Tritt aber wirklich Mangel an Sauerstoff ein, z. B. bei anhaltender Atemnot oder bei übermäßiger Arbeitsleistung, so nimmt die Stoffwechselgröße nicht etwa ab, sondern im Gegenteil zu. Namentlich kommt es zu einer beträchtlichen Steigerung des Eiweißzerfalls. Die Verbrennung ist in dem Falle eine unvollständige, was sich darin äußert, daß erhebliche Mengen von Milchsäure durch den Harn ausgeschieden werden (siehe S. 35).

Ebenso hat Steigerung oder Verminderung des Luftdrucks innerhalb weiter Grenzen keinen Einfluß auf die Verbrennungsgröße des Körpers.

II. Einfluss der Leistungen und der Wärmeabgabe auf den Stoffwechsel.

1. Einfluss der Muskelarbeit.

Bei der Arbeit nimmt der respiratorische Stoffwechsel, mithin die gesamte Verbrennungsgröße zu. Es können dabei die Verbrennungsprocesse auf das Vier- bis Fünffache ihres Betrages in der Ruhe gesteigert werden. Der respiratorische Quotient zeigt bei mäßiger Arbeit keine Veränderung gegenüber dem der Ruhe. Bei angestrengter Arbeit dagegen kann die Kohlensäureausscheidung stärker steigen, als die Sauerstoffaufnahme, so daß dann der respiratorische Quotient größer wird.

Der Eiweißumsatz wird für gewöhnlich durch Arbeitsleistung nicht gesteigert; es muß demnach der Arbeitsleistung eine Mehrverbrennung von stickstofffreier Substanz, Kohlehydraten oder Fett zu Grunde liegen. Manchmal findet sich jedoch auch Steigerung der Stickstoffausfuhr bei Arbeitsleistung, und das ist immer der Fall bei ausschließlicher oder vorwiegender Eiweißnahrung. Wenn in gemischter Nahrung hinreichend Fett und Kohlehydrate eingeführt werden, dann tritt keine Vermehrung der Stickstoffausscheidung ein. Der Körper bevorzugt bei der Arbeitsleistung in der Regel stickstofffreies Brennmaterial. Es kann aber selbst bei gemischter Kost mit reichlicher Zufuhr von Fett und Kohlehydraten zu einer Steigerung des Eiweißverbrauches kommen, nämlich bei ganz erschöpfenden Arbeitsleistungen, was vielleicht darauf beruht, daß durch die angestrengte Arbeit das Muskelgewebe geschädigt wird.

Bei der Arbeitsleistung muß die Menge der zugeführten Nahrung, um den Körper auf seinem Stoffbestande zu erhalten, größer sein als in der Ruhe. In dem für diesen Fall berechneten rationellen Kostmaß wird gefordert: Eiweiß 130 g, Fett 100 g, Kohlehydrate 500 g.

In diesem Kostmaß wird auch eine größere Menge Eiweiß gefordert, weil der angestrengt Arbeitende eine stärker entwickelte Muskulatur, d. h. einen größeren Eiweißbestand und damit ein größeres Eiweißbedürfnis hat als der wenig oder nicht Arbeitende. Zudem bezweckt die richtige Ernährung eines Arbeiters nicht nur, ihn auf seinem Stoffbestand zu erhalten, sondern, da die Leistungsfähigkeit wächst mit der Muskelmasse, diese durch Fleischmast zu vermehren.

2. Einfluss der Verdauungsarbeit.

Zu den Leistungen des Körpers muß auch der Aufwand an Kraft gerechnet werden, die bei der Verdauung und Resorption verbraucht wird. Man nennt diese Leistung kurz die Verdauungsarbeit, und versteht darunter die Drüsentätigkeit, Bewegungen des Verdauungsschlauches und die Tätigkeit, die die Epithelzellen des Darmes bei der Aufnahme der Stoffe aus dem Darminhalt und der Abgabe an Blut oder Lymphe entfalten. Es ist vorerst noch nicht möglich, zu entscheiden, wieviel von der Stoffwechselsteigerung bei einem ruhenden Menschen nach Nahrungsaufnahme auf Rechnung der vermehrten Zufuhr von Brennmaterial und wie viel auf Rechnung der Verdauungsarbeit zu setzen ist. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die Verdauungsarbeit eine beträchtliche Zunahme des Stoffwechsels zur Folge haben kann, ja es wird sogar behauptet, daß der Unterschied zwischen den Stoffwechselgrößen eines nüch-

ternen und eines gefütterten Organismus ganz durch die Verdauungsarbeit bedingt sei. Die Verdauungsarbeit soll aber nicht auf Kosten von Fett oder Kohlehydraten, sondern vorwiegend auf Kosten der Eiweißkörper geschehen; während der Verdauung nämlich wird am allermeisten Eiweiß zersetzt: gerade zu dieser Zeit ist die Stickstoffausscheidung durch den Harn am größten.

3. Einfluss der Wärmeabgabe und der Körpertemperatur.

Um die Körpertemperatur konstant zu erhalten, muß die Wärmeproduktion gleich der Wärmeabgabe gemacht werden (siehe Kapitel XIII). Deshalb nimmt die Stoffwechselgröße bei gesteigerter Wärmeabgabe (niedriger Außentemperatur) zu, bei verminderter Wärmeabgabe (hoher Außentemperatur) ab. Diese Stoffwechseländerung betrifft vorzugsweise die Fett- und Kohlehydratverbrennung. Die Zunahme der Stoffwechselgröße bei vermehrter Wärmeabgabe beruht auf reflektorischer Steigerung der Verbrennungen in den Muskeln, die sich sogar in Muskelkontraktionen (Muskelzittern!) äußert.

Die Fähigkeit des menschlichen Körpers, großen Schwankungen der Außentemperatur sich anzupassen, ist freilich eine begrenzte. Bei sehr niedriger Temperatur kann der Wärmeverlust größer werden als die Wärmebildung. Dadurch kommt es zu einem Sinken der Körpertemperatur. Je tiefer die Körpertemperatur sinkt, um so träger verläuft aber der ganze Lebensproceß, um so weniger Wärme wird dann gebildet, bis zuletzt die Verbrennungsprocesse überhaupt aufhören und der Erfrierungstod eintritt. Ist die Außentemperatur so groß, daß der Körper mehr Wärme bildet, als er abgeben kann, dann steigt die Körpertemperatur. Die Folge davon ist aber eine Steigerung der Intensität der Lebensprocesse, es wird mehr Wärme gebildet und es kommt zuletzt zu einer Ueberhitzung des Körpers, die ebenfalls zum Tode führt. Bei dieser Stoffwechselsteigerung ist auch der Eiweißverbrauch beträchtlich gesteigert.

Innerhalb der Grenzen des Anpassungsvermögens hat demnach niedrige Außentemperatur Steigen des Stoffwechsels, hohe Außentemperatur Sinken des Stoffwechsels zur Folge. Außerhalb dieser Grenzen ist aber gerade das Umgekehrte der Fall: bei niedriger Temperatur Herabsetzung, bei höherer Temperatur Zunahme des Stoffumsatzes. Im letzteren Falle verhält sich der Mensch gerade so wie die Kaltblüter, bei denen die Größe des Stoffumsatzes mit der Außentemperatur steigt oder fällt.

Uebrigens ist zu betonen, daß für die Wärmeregulation des Menschen außer der reflektorischen Veränderung der Stoffwechselgröße noch in viel höherem Maße andere zur Regulation der Wärmeabgabe dienende Vorgänge in Betracht kommen (siehe S. 154).

4. **Einfluss der Sinneserregungen und Geistestätigkeit.**

Hautreize, starke Lichteindrücke steigern Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme. Deshalb ist auch im Schlafe der respiratorische Stoffumsatz beträchtlich herabgesetzt, wozu noch kommt, daß sämtliche Muskelbewegungen außer Herz- und Atemtätigkeit während des Schlafs auf ein Minimum reduciert sind und auch der Muskeltonus, der die Haltung des Körpers bedingt, nachläßt. Der Eiweißumsatz wird durch den Schlaf nicht beeinflußt.

Ein Einfluß der geistigen Arbeit auf den Stoffwechsel konnte bis jetzt nicht sicher festgestellt werden.

III. **Einfluss der Körpergrösse, des Alters und Geschlechts auf den Stoffwechsel.**

Kleine Individuen haben einen relativ größeren Stoffverbrauch als größere, weil die wärmeabgebende Oberfläche im Verhältnis zur wärmeproducierenden Gesamtmasse des Körpers bei kleinen Individuen größer ist als bei großen, die ersteren also relativ mehr Wärme producieren müssen, um eine konstante Körpertemperatur zu erhalten, als die letzteren. Deshalb ist der Stoffwechsel auch beim Kinde relativ größer, absolut dagegen kleiner, als beim Erwachsenen (siehe auch S. 100). Im Greisenalter ist der Stoffwechsel kleiner als im mittleren Lebensalter. Wegen der verschiedenen Körpergröße ist auch der Stoffumsatz beim Weibe kleiner als beim Mann, weshalb auch das für das Weib aufgestellte Kostmaß eine geringere Nahrungszufuhr fordert als für den Mann. Es werden für die erwachsene, ruhende Frau verlangt: 90 g Eiweiß, 40 g Fett, 350 g Kohlehydrate. Während der Schwangerschaft ist der Stoffumsatz gesteigert. Im übrigen hat das Geschlecht an sich keinen Einfluß auf die Stoffwechselgröße.

2. Teil. Kraftumsatz und Kraftauslösung.

Die chemische Spannkraft der organischen Körpersubstanzen wird bei der physiologischen Verbrennung in lebendige Kräfte, Wärme und Bewegung, umgesetzt.

Dieser Kraftumsatz kann gesteigert werden durch Reize, die auf die lebendige Substanz wirken. Die Reize haben ihren Ursprung entweder im Körper selbst und dienen der Regelung der Beziehungen der einzelnen Organe zueinander, oder sie entstammen der Außenwelt und vermitteln durch ihre erregende Wirkung die Beziehung des Körpers zu seiner Umgebung. Zur Aufnahme der Reize besitzt der Körper besondere Organe, die Sinnesorgane. Die Erregung wird von den Sinnesorganen durch einen besonderen Reizleitungsapparat, das Nervensystem, den Gebilden zugeleitet, in denen der Kraftumsatz statt hat, das sind hauptsächlich die Muskeln.

Die Lehre vom Kraftumsatz und der Kraftauslösung umfaßt demnach folgende Kapitel:

1. Tierische Wärme.
2. Bewegung (Muskelkontraktion).
3. Funktionen des Nervensystems.
4. Funktionen der Sinnesorgane.

Kapitel XIII. Tierische Wärme.

1. Wärmeproduktion.

Die im tierischen Körper gebildete Wärme entstammt der chemischen Spannkraft der verbrannten Nahrungsstoffe. Es wird im ruhenden Körper, wenn keine Kraft für äußere Arbeit verbraucht wird, so viel Wärme gebildet, als der bei den Verbrennungsprocessen frei gewordenen chemischen Spannkraft entspricht. Das Gesetz der

Erhaltung der Kraft gilt also auch für den Kraftumsatz des lebendigen Körpers.

Dem Körper kann übrigens Wärme auch zugeführt werden durch Aufnahme von Speisen und Getränken, die wärmer sind als der Körper. Diese Wärmezufuhr ist aber nur von geringem Betrage und kommt überdies nicht regelmäßig vor.

Im arbeitenden Körper ist die ganze umgesetzte Kraft gleich der Summe der gebildeten Wärme und der geleisteten äußeren Arbeit.

Die Arbeit des Herzens, der Eingeweidemuskeln, des Atemapparates wird dabei nicht als „äußere" Arbeit in Rechnung gezogen, weil sie im Körper in Wärme übergeführt wird.

Das Maß der Wärme ist die Kilogrammkalorie, d. i. die Wärmemenge, durch die 1 kg Wasser von 0° auf 1° C. erwärmt wird. Das Maß der Arbeit ist das Kilogrammeter, d. i. die Arbeit, die geleistet wird, wenn 1 kg 1 m hoch gehoben wird. 1 Kalorie ist an Kraftmenge gleich 425 Kilogrammeter.

Die chemische Kraft einer brennbaren Substanz wird angegeben durch ihre Verbrennungswärme, d. i. die Wärme, die bei vollständiger Verbrennung der Substanz frei wird. Es beträgt z. B. die Verbrennungswärme von 1 g

Wasserstoff . .	34,0 Kalorien	Zucker	3,7 Kalorien
Kohlenstoff . .	8,0 „	Stärke	4,5 „
Fett	9,3 „	Eiweiß	5,5 „

Eiweiß verbrennt im Körper nicht vollständig, denn der aus ihm gebildete Harnstoff ist noch brennbar. Zieht man die Verbrennungswärme des gebildeten Harnstoffs von der des Eiweiß ab, so bleiben für 1 g Eiweiß noch etwa 4,1 Kalorien.

Freilich liefert die physiologische Verbrennung des Eiweiß doch noch mehr Wärme, weil bei derselben erst einfachere Verbrennungsprodukte entstehen, aus denen der Harnstoff erst nachträglich durch Synthese unter Wärmebindung gebildet wird. Auch bei anderen, im Körper manchmal vorkommenden Synthesen, z. B. Fettbildung aus Kohlehydraten, wird ein Teil der im Körper gebildeten Wärme wieder gebunden.

Sieht man von der zuletzt erwähnten Komplikation ab, so erhält man als physiologische Verbrennungswärme für:

1 g Eiweiß: 4,1 Kal., 1 g Fett: 9,3 Kal., 1 g Kohlehydrate: 4,1 Kal.

Hinsichtlich der Wärmebildung sind demnach für den Organismus gleichwertig oder isodynam:

2,3 g Eiweiß (oder Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrate.

Kennt man die Größe des Stoffumsatzes, so läßt sich aus der Verbrennungswärme der verbrannten Stoffe die Menge der gebildeten Wärme berechnen. Umgekehrt kann man durch Bestimmung der gebildeten Wärmemenge über die Größe des Stoffumsatzes Aufschluß erhalten; freilich gibt die Bestimmung der Wärmeprodukt-

tion nicht über den Verbrauch der einzelnen Nahrungsstoffe Aufschluß.

Die Wärmeproduktion wird durch Wasser- oder Luftkalorimeter gemessen: Beim Wasserkalorimeter befindet sich der Körper in einem Blechkasten; die von ihm an den Kasten abgegebene Wärme wird von diesem weiter abgegeben an eine Wasserhülle, die den Kasten umgibt. Die zur Respiration nötige Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet. Die abgeleitete Luft geht durch ein Schlangenrohr, das durch die erwähnte Wasserhülle führt und seine Wärme an das Wasser ebenfalls abgibt. Aus der Temperaturerhöhung des Wassers ist die vom Körper abgegebene Wärme zu berechnen. Diese Wärme ist gleich der vom Körper gebildeten, wenn die Körpertemperatur zu Anfang und zu Ende des Versuchs die gleiche ist. Beim Luftkalorimeter ist der Blechkasten von einer Lufthülle umgeben, deren Ausdehnung durch die Erwärmung zur Bestimmung der Wärmeabgabe dient.

Der ruhende erwachsene Mensch produciert in 24 Stunden etwa 2400 Kal., in 1 Stunde 100 Kal.; 1 kg des Körpers produciert in 24 Stunden 34 Kal., in 1 Stunde 1,4 Kal.

Die Größe der Wärmeproduktion muß von denselben Einflüssen abhängig sein, wie die Größe des Gesamtstoffwechsels. Auch Arbeitsleistung steigert die Wärmeproduktion, weil das Mehr an Kraft, das dabei umgesetzt wird, nur zum Teil zur Leistung äußerer Arbeit verwertet werden kann, der Rest wird zu Wärme. Vom arbeitenden Körper wird im günstigsten Falle nur etwa ein Viertel der ganzen umgesetzten Kraft in mechanische Arbeit verwandelt, die übrigen drei Viertel werden zu Wärme. Der erwachsene Mann produciert bei angestrengter Arbeit in 24 Stunden auf 1 kg seines Körpergewichts eine Wärmemenge, die einschließlich der in Wärme umgerechneten äußeren Arbeit 55 Kal. beträgt.

2. **Wärmeabgabe.**

Der Körper verliert fortwährend Wärme und zwar:

1. durch Strahlung und Leitung von der Körperoberfläche an die umgebende Luft, die in der Regel kälter ist als der Körper;

2. durch Verdunsten des Wassers von der Hautoberfläche, besonders bei Schweißsekretion, wodurch der Körper noch erheblich Wärme abgeben kann, selbst wenn er sich in Luft von höherer Temperatur als Körpertemperatur befindet:

3. durch die Ausatmung der auf Körpertemperatur erwärmten und mit Wasserdämpfen gesättigten Respirationsluft. Der Wasserdampf kommt in die Exspirationsluft durch Wasserverdunstung auf der Schleimhautoberfläche der Luftwege;

4. durch Erwärmung der aufgenommenen Speisen und Getränke, resp. Entleerung der körperwarmen Ausscheidungen (Harn, Kot).

Von der gesamten abgegebenen Wärme entfallen gewöhnlich etwa 80 % auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der Hautoberfläche, 15 % auf die Wasserverdunstung von der Schleimhaut der Luftwege, der Rest zur Hälfte auf die Exspirationsluft, zur Hälfte auf die Exkrete.

Der Anteil, der auf die einzelnen Arten von Wärmeabgabe entfällt, ist übrigens unter verschiedenen Bedingungen verschieden groß. Die Wärmeabgabe durch Leitung von der Hautoberfläche und durch Erwärmen der eingeatmeten Luft ist umso größer, je niedriger die Lufttemperatur ist; die Wärmeabgabe durch Verdunstung wird umso größer, je trockener die Atmosphäre und je stärker die Schweißsekretion ist. Die Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft hängt ab von der Zahl und Tiefe der Atemzüge.

3. Körpertemperatur.

Der Mensch gehört zu den warmblütigen oder homoiothermen Tieren, deren Körpertemperatur, abgesehen von sehr geringen Schwankungen, konstant ist. Die Körpertemperatur des Menschen beträgt 36,5—37,5 ° C.

Die Körpertemperatur wird gemessen durch Einführen von Thermometern in den Mastdarm, die Scheide, die Mundhöhle oder die durch passende Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle.

Aus den Geweben, namentlich den Muskeln und größeren Drüsen, wo die Wärme hauptsächlich gebildet wird, gelangt sie in das Blut und mit diesem zur Haut, von der sie nach außen abgegeben wird. Daher ist die Temperatur der Muskeln etwas höher, die der Haut niedriger als die des Blutes.

Die Körpertemperatur zeigt einige regelmäßige geringe Schwankungen; sie ist kurz nach Mitternacht am geringsten (36,5 °), Nachmittags am größten (37,5 °), steigt etwas nach Nahrungsaufnahme und bei Muskelarbeit.

Säugetiere haben ungefähr dieselbe Körpertemperatur wie der Mensch, bei Vögeln ist sie höher (40—45 °). Die Körpertemperatur der kaltblütigen oder poikilothermen Tiere ist wenige Grad (1—4 °) höher als die des Mediums, vorausgesetzt, daß sie nicht unmittelbar vor der Messung in einem wärmeren oder kälteren Medium sich befanden. Säugetiere, die in Winterschlaf verfallen, verhalten sich während des Winterschlafes hinsichtlich ihrer Temperatur wie Kaltblüter.

4. Wärmeregulation.

Die Körpertemperatur bleibt konstant, wenn die Wärmeproduktion immer gleich der Wärmeabgabe ist. Treten Veränderungen der Wärmeproduktion (z. B. bei Muskelarbeit) oder der Wärmeabgabe

(z. B. bei heißem oder kaltem Wetter) ein, so müssen durch die Wärmeregulation Produktion und Abgabe wieder gleich gemacht werden, damit die Körpertemperatur konstant bleibt.

Die Wärmeregulation geschieht durch Vermittlung des Nervensystems in noch wenig bekannter Weise.

Von einigen Autoren ist angegeben worden, daß im Centralnervensystem gewisse Centren liegen (Wärmecentren), von denen aus die an der Wärmeregulation beteiligten Mechanismen beherrscht werden. Jedoch sind die Angaben über diese Centren und ihre Wirkungsart noch unsicher.

Durch die Wärmeregulation kann sowohl die Größe der Wärmeproduktion, als auch die der Wärmeabgabe verändert werden.

Veränderung der Wärmeproduktion erfolgt, wenn die Wärmeabgabe des Körpers durch Temperaturänderung des umgebenden Mediums verändert wird. Bei kaltem Wetter wird die Wärmeproduktion gesteigert, und zwar in solchem Grade, daß unwillkürliche Muskelkontraktionen eintreten (Zähneklappern, Muskelzittern).

Bei kleineren Tieren ist das Verhältnis der wärmeabgebenden Körperoberfläche zur wärmeproducierenden Körpermasse größer als bei großen Tieren. Daher müssen kleine Tiere mehr Wärme pro Körperkilogramm producieren, als große, um eine bestimmte Temperatur zu behalten. Der erwachsene ruhende Mensch produciert z. B. pro Stunde und Kilogramm des Körpers 1,4 Kal., das Kind im vierten Lebensjahr etwa 2,5 Kal., das Kaninchen 5,6 Kal.

Berechnet man die Wärmeabgabe auf die Einheit der Oberfläche, so erhält man für die verschieden großen Tiere ungefähr gleiche Zahlen. Beim Menschen kommt auf 1 m^2 eine Wärmeabgabe von etwa 1200 Kal. in 24 Stunden.

Veränderung der Wärmeabgabe erfolgt durch:

1. Vermehrung oder Verminderung der Blutzufuhr zur Haut, wodurch die Wärmezufuhr zur wärmeabgebenden Körperoberfläche vergrößert oder verkleinert wird. Der Blutzufluß zur Haut wird gesteigert durch Erweiterung der Hautgefäße und größere Frequenz der Herzschläge, vermindert durch Verengerung der Hautgefäße und geringere Pulsfrequenz.

2. Sekretion von Schweiß, durch dessen Verdunsten dem Körper Wärme entzogen wird.

3. Steigerung oder Verminderung der Frequenz und Tiefe der Atemzüge, wodurch eine größere oder geringere Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft bewirkt wird.

Erweiterung der Hautgefäße, Schweißsekretion, gesteigerte Atem- und Pulsfrequenz erfolgt z. B. bei Muskelarbeit (d. i. bei gesteigerter Wärmeproduktion) oder bei hoher Außentemperatur (heißem Wetter), Verengerung der Hautgefäße erfolgt bei geringer Außentemperatur (kaltem Wetter).

Willkürlich regulieren wir die Wärmeabgabe durch Heizung der Wohnräume, durch Kleidung, Haltung des Körpers (Zusammenkauern), Aufnahme kalter oder warmer Getränke, die Wärmeproduktion durch willkürliche Muskeltätigkeit. Bei Tieren dienen Haare und Federn dazu, die Wärmeabgabe einzuschränken.

Die Erhaltung der Körpertemperatur durch die Wärmeregulation ist jedoch beschränkt. Die Wärmeregulation versagt, wenn die Temperatur der Umgebung zu hoch oder zu niedrig ist, so daß die Veränderung der Wärmeproduktion und Wärmeabgabe nicht mehr genügt, um ein Steigen oder Sinken der Körpertemperatur zu verhindern. Bei sehr starker Abkühlung tritt überdies eine Störung der Wärmeregulation dadurch ein, daß die Kälte lähmend auf die Gefäßmuskulatur wirkt, mithin die Hautgefäße sich abnorm erweitern. Wenn die Wärmeregulation versagt und die Körpertemperatur unter 19° sinkt oder über 42° steigt, so tritt der Tod ein.

Im Fieber ist die Wärmeregulation gestört, die Wärmeproduktion gesteigert, die Körpertemperatur abnorm hoch.

Bei Kaltblütern ist innerhalb gewisser Grenzen die Wärmeproduktion umso größer, je höher die Temperatur des Mediums ist, weil hier die Intensität der Verbrennungsprocesse im Körper mit steigender Temperatur zunimmt. Bei den Warmblütern hat die Konstanz der Körpertemperatur den Vorteil, daß die Leistungsfähigkeit des Organismus unabhängig ist von den Schwankungen der Temperatur der Umgebung.

Kapitel XIV. Allgemeine Muskelphysiologie.

Die aktiven Bewegungen des Körpers beruhen auf der Kontraktion der Muskeln, deren Fasern sich in ihrer Längsrichtung verkürzen (Kontraktion) und durch Bewegung der mit ihnen verbundenen Teile (Knochen) Arbeit leisten.

Die Physiologie der Bewegungen wird eingeteilt in:

1. Allgemeine Muskelphysiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Eigenschaften der Muskeln.
2. Specielle Bewegungslehre, d. i. die Lehre von den Wirkungen der Muskeln im einzelnen.

Anatomische Vorbemerkung. Der quergestreifte Skelettmuskel ist zusammengesetzt aus 0,01—0,06 mm dicken, bis zu 12 cm langen Muskelfasern, die von Bindegewebe (Perimysium internum und externum) umhüllt und zusammengehalten werden. In der bindegewebigen Hülle verlaufen Gefäße und Nerven. Die Muskelfaser ist ein Bündel parallel gelagerter Fibrillen mit einer protoplasmatischen Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, das umgeben ist von einem strukturlosen Schlauche, dem Sarkolemm. Dicht unter dem Sarkolemm befinden sich die Muskelkörperchen, d. s. spindelförmige kernhaltige Protoplasmakörper.

Der glatte Muskel besteht aus hüllenlosen, bis 0,02 mm dicken, 0,5 mm langen, faserförmigen Zellen mit stäbchenförmigem Kern in der Mitte. In den glatten Muskelfasern lassen sich oft auch Fibrillen und Sarkoplasma erkennen.

Die Fibrillen, die die kontraktilen Teile zu enthalten scheinen, sind bei glatten Muskeln in ihrer ganzen Länge doppeltlichtbrechend (anisotrop); bei quergestreiften sind sie abwechselnd aus einfach- (isotropen) und doppeltbrechenden Teilen zusammengesetzt. Das quergestreifte Aussehen des Muskels ist bedingt durch die abwechselnde Aufeinanderfolge der Teile, die für Licht verschieden durchlässig sind.

In der Mitte jeder isotropen (hellen) Querscheibe findet sich beim quergestreiften Muskel ein schmaler dunkler Streifen, die Zwischenscheibe; zu beiden Seiten dieser noch je ein dunkler Streifen, die Nebenscheibe. In der Mitte der anisotropen (dunklen) Querscheibe findet sich eine schmale hellere Scheibe, die Mittelscheibe. Die physiologische Bedeutung dieser Gebilde ist unbekannt.

Durch Doppelbrechung, die bei vielen Kristallen vorkommt, wird ein einfacher Lichtstrahl in zwei Strahlen zerlegt. Die doppeltbrechende Muskelsubstanz hat eine optische Achse in der Längsrichtung der Fasern, in der das Licht bloß einfach gebrochen wird. Die Beziehung der Doppelbrechung der Muskelfibrillen zur Kontraktilität ist noch unbekannt.

Die motorischen Nervenfasern treten in Verbindung mit den Muskelfasern, indem ihr Achsencylinder übergeht in eine abgeplattete Verästelung (Nervenendhügel, Nervenendplatte, Nervengeweih), die der Muskelfaser aufliegt.

Die Kontraktion erfolgt, wenn der Muskel durch Reize erregt wird. Im erregten Muskel ist die physiologische Verbrennung erheblich gesteigert; dabei wird Kraft frei, welche die Kontraktion und dadurch die Arbeitsleistung bewirkt. Die Art, wie die chemische Spannkraft in mechanische Arbeit umgewandelt wird, ist noch unbekannt.

§ 1. Der unerregte oder ruhende Muskel.

1. Chemische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

a) Zusammensetzung des Muskels.

Die Reaktion des ruhenden Muskels ist neutral oder schwach alkalisch. Der Muskel enthält 25 % Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiß 20 %.

Zerkleinert man frische gefrorene Muskeln und filtriert nach dem Auftauen bei etwa 3°, so erhält man eine trübe, neutral oder schwach alka-

lisch reagierende Flüssigkeit, den flüssigen Faserinhalt oder das **Muskelplasma.** Dasselbe gerinnt von selbst bei höherer Temperatur und zwar um so schneller, je höher die Temperatur ist. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines unlöslichen Eiweißkörpers, des **Myosins,** das durch eine Fermentwirkung aus einem löslichen Eiweißkörper des Muskelplasma, dem Myosinogen, entsteht. Myosingerinnung tritt auch bei der Totenstarre des Muskels auf. Die Menge des Myosins beträgt etwa 20 % vom Muskeleiweiß.

Die Lösung, die nach Abscheidung des Myosins vom Muskelplasma übrig bleibt, heißt **Muskelserum.** Es reagiert sauer und enthält die übrigen 80 % des Muskeleiweiß. Dieser Rest besteht zum größten Teil aus einem Eiweißstoff, der Myogen genannt wird.

Ferner enthält der Muskel noch ungelöste Eiweißkörper von unbekannter Natur und Kollagen.

Neben den genaunten Eiweißstoffen enthält der Muskel einen Farbstoff, der Muskelhämoglobin genannt wird und der mit dem Hämoglobin des Blutes identisch ist, aber nicht von diesem abstammt, denn auch Tiere, die kein Hämoglobin im Blute haben, besitzen diesen Farbstoff in ihren Muskeln.

2. Kohlehydrate, hauptsächlich Glykogen (1 %) — dasselbe findet sich zwischen den Muskelfibrillen abgelagert —, Traubenzucker in geringen wechselnden Mengen, Inosit.

3. Fette, die vorwiegend im intermuskulären Bindegewebe abgelagert sind und in Mengen vorkommen, die je nach dem Mästungszustande wechseln.

4. Stoffwechselprodukte (1 %), hauptsächlich Harnstoff, Kreatin und Xanthinbasen, sowie Fleischmilchsäure.

5. Salze, besonders Kaliumphosphat (0,8 %).

Natriumsalze sind im Muskel nur in geringen Mengen (0,1 %) vorhanden, haben aber doch für den Muskel große Bedeutung; entzieht man die Natriumionen dem Muskel, so wird er unerregbar.

An Gasen enthält der Muskel Kohlensäure, dagegen läßt sich freier Sauerstoff im Muskel nicht nachweisen.

b) Chemische Vorgänge im ruhenden Muskel.

Die physiologischen Verbrennungen im ruhenden Muskel äußern sich in beständiger Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, erkennbar daran, daß das arterielle Blut im Muskel venös wird.

2. **Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.**

Der Muskel ist elastisch und in der Längsrichtung seiner Fasern dehnbar. Bei Dehnung nimmt seine Länge zu, die Dicke ab, das Volum ändert sich nicht.

Die Verlängerung durch Dehnung ist nicht proportional dem dehnenden Gewicht, denn ein und derselbe Belastungszuwachs bringt umso geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel schon

gedehnt ist. Daher ist die Dehnungskurve, d. h. die Kurve, deren Abscissen die dehnenden Lasten, deren Ordinaten die Längen des Muskels angeben, keine Gerade, sondern annähernd eine Hyperbel (siehe S. 162).

§ 2. Der erregte oder tätige Muskel.

1. Chemische Vorgänge im erregten Muskel.

Im erregten Muskel sind die Verbrennungsprocesse enorm gesteigert. Bei anstrengender Tätigkeit wird vom Körper 4–5mal so viel Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure abgegeben als in Ruhe. Es werden mehr Kohlehydrate oder Fett verbrannt, wenn diese in ausreichender Menge vorhanden sind, nicht aber mehr Eiweiß. Nur bei Mangel an Kohlehydraten oder Fett wird die Muskelarbeit auf Kosten des Eiweiß geleistet. Das geht hervor aus Bestimmungen des Gesamtstoffwechsels bei Ruhe und Arbeit des Körpers. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung sind immer gesteigert bei Muskelarbeit, die Stickstoffausscheidung dagegen nur dann, wenn in der Nahrung nicht hinreichend stickstofffreie Substanzen zur Deckung der Muskelarbeit eingeführt werden, z. B. bei reiner Eiweißkost.

Der respiratorische Quotient verändert sich durch Muskelarbeit nicht, wenn die Arbeit nicht zur Ermüdung des Muskels führt: er wird vergrößert bei ermüdender Arbeit.

Der Glykogengehalt sowohl der Muskeln als auch der Leber nimmt bei arbeitenden Tieren ab. Auch ein Verlust an Körperfett kann durch Muskelarbeit erzielt werden.

Der tätige Muskel reagiert sauer. Der Gehalt des Muskels an Fleischmilchsäure nimmt bei der Erregung zu.

Ausgeschnittene Froschmuskeln können in sauerstofffreier Atmosphäre Arbeit leisten, obwohl in ihnen selbst keine Spur freien Sauerstoffs nachweisbar ist; sie enthalten also einen Vorrat von Sauerstoff in chemischer Bindung in sich aufgespeichert, von dem im Bedarfsfalle gezehrt werden kann.

Warmblütermuskeln enthalten höchstens einen geringen Vorrat von Sauerstoff aufgespeichert, denn sie verlieren nach kurzer Zeit ihre Erregbarkeit, wenn der Zufluß arteriellen Blutes gehemmt wird.

Der Gehalt des Muskels an durch Wasser extrahierbaren Stoffen nimmt bei Tätigkeit ab, an durch Alkohol extrahierbaren zu.

2. Aeusserungen des Kraftumsatzes im erregten Muskel.

Der Kraftumsatz äußert sich in bestimmten mechanischen, thermischen und elektrischen Veränderungen des Muskels.

A. Mechanische Veränderungen des erregten Muskels.

a) Die Kontraktion.

Der erregte Muskel verkürzt sich in seiner Längsrichtung, wird dicker in querer Richtung, sein Volum ändert sich nicht.

Sowohl die anisotropen als die isotropen Schichten des quergestreiften Muskels zeigen gleichsinnige Gestaltveränderung, wie der ganze Muskel. Dabei nimmt das Volum der anisotropen Teile etwas zu, das der isotropen etwas ab, was durch Wasserübertritt aus den isotropen in die anisotropen erklärt wird. Außerdem vermindert sich der Helligkeitsunterschied beider Substanzen.

Die Zuckung. Wird der Muskel von einem einzigen kurz einwirkenden Reiz (etwa einem elektrischen Induktionsstrom) getroffen, so zieht er sich danach schnell zusammen und verlängert sich gleich darauf wieder. Man bezeichnet diesen Vorgang als Zuckung.

Der zeitliche Verlauf der Zuckung wird untersucht mit der graphischen Methode. Der Muskel wird verknüpft mit einem Schreibhebel, den er bei seiner Kontraktion bewegt und der seine Bewegung aufschreibt auf eine an ihm vorbei bewegte Schreibfläche. Die Vorrichtung zur graphischen Registrierung der Muskelkontraktion heißt Myographion.

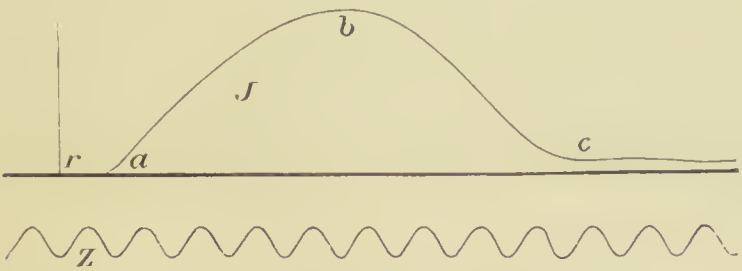


Fig. 9. Isotonische Zuckungskurve eines Froschmuskels.
J: Zuckungskurve. r: Zeitmoment, in dem die Reizung erfolgte. r bis a: Stadium der latenten Reizung. a bis b: Stadium der steigenden Energie. b bis c: Stadium der sinkenden Energie. Z: Kurve, die von einer schwingenden Stimmgabel gezeichnet wurde, um die Zeit zu registrieren; jede Schwingung entspricht einer Zeit von 0,01 Sek.

Isotonische Zuckung nennt man eine Zuckung, während der die Spannung des Muskels konstant bleibt. Die isotonische Zuckungskurve gibt den Verlauf der Verkürzung bei konstant bleibender Spannung an. Um eine isotonische Zuckungskurve zu erhalten, muß man einen Zeichenhebel verwenden, der möglichst wenig durch die Kontraktion des Muskels geschleudert wird. Man nimmt dazu einen leichten Schilfhebel, hängt eine etwaige Last möglichst nahe der Achse an und läßt den Muskel weit entfernt von der Achse angreifen. Wenn der Muskel unter normalen physiologischen Bedingungen arbeitet, so kontrahiert er sich übrigens niemals isotonisch, sondern immer mit Spannungsänderungen.

Isometrische Zuckung nennt man eine Zuckung, bei der die Verkürzung des Muskels vollständig gehindert wird, so daß er Spannung

entwickelt, ohne sich zu verkürzen. Der Verlauf der Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung wird registriert mit den sogenannten Spannungszeichnern.

Vom Momente der Einwirkung des Reizes bis zum Beginn der Kontraktion vergeht eine merkliche Zeit, das Stadium der latenten Reizung. Die Verkürzung erfolgt nun zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu einem Maximum. Dann verlängert sich der Muskel wieder, zuerst schneller, nachher langsamer, bis er seine Ruhelänge wieder erreicht hat. Oft bleibt nach der Zuckung allerdings noch ein geringer Verkürzungsrückstand zurück, besonders wenn die Belastung des Muskels gering ist (siehe Fig. 9).

Das Stadium der latenten Reizung beträgt beim zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 0,01 Sek., beim Warmblüterskelettmuskel 0,004–0,01 Sek., bei den verschiedenen glatten Muskeln 0,25 bis 10,0 Sek.

Die Dauer der Zuckung beträgt beim zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 0,1—0,15 Sek., beim Warmblütermuskel weniger, bei manchen Insektenmuskeln sogar nur 0,003 Sek., beim Herzmuskel 0,15–0,3 Sek., bei glatten Muskeln 5 Sek. bis 2 Min. Verschiedene quergestreifte Muskeln desselben Tieres zucken verschieden schnell, z. B. beim Frosch der Gastrocnemius schneller als der Hyoglossus. Manche Tiere, z. B. Kaninchen, Vögel, haben langsam zuckende quergestreifte Muskeln, die rot aussehen und sarkoplasmareich sind, und rascher zuckende, die blaß aussehen und sarkoplasmaarm sind.

Die Größe der Verkürzung (Hubhöhe) beträgt bei der maximalen Zuckung des Froschskelettmuskels etwa $^1/_5$ der Faserlänge.

Einflüsse auf die Zuckung.

1. Die Temperatur. Innerhalb Temperaturen von etwa -4° und $+40^\circ$ C. sind Zuckungsdauer und Latenzstadium umso kleiner, je höher die Temperatur ist. Auch die Hubhöhe ändert sich mit der Temperatur, sie ist aber nicht einfach umso größer, je höher die Temperatur ist, sondern sie kann beim kalten Skelettmuskel sogar größer sein als beim warmen.

2. Die Belastung. Die Hubhöhe ist im allgemeinen umso geringer, je größer die am Muskel hängende Last ist: indes ist auch oft zu beobachten, daß die Hubhöhe des ganz unbelasteten Muskels etwas geringer ist als die des mäßig belasteten.

3. Die Ermüdung. Wenn ein Muskel viele Zuckungen nach-

einander ausführt, nehmen die Zuckungsdauer und das Latenzstadium zu; die Hubhöhe nimmt bei den ersten Zuckungen auch um ein Geringes zu, nachher stetig ab.

Ueber den Einfluß der Reizstärke auf die Zuckung siehe S. 167.

Kontraktionswelle. Reizt man nur eine beschränkte Stelle des Muskels, so zuckt doch der ganze Muskel. Die Kontraktion pflanzt sich vom Reizorte aus gleich einer Welle nach beiden Enden durch die Faser mit meßbarer Geschwindigkeit fort. Bei Nervenreizung geht die Kontraktionswelle vom Eintrittsorte des Nerven in die Faser aus.

Man mißt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle, indem man für zwei vom Reizort verschieden weit entfernte Stellen des Muskels den Zeitpunkt des Beginns der Verdickung mit Hilfe von aufgelegten leichten Schreibhebeln bestimmt. Die Verdickuug beginnt an beiden Stellen zu verschiedenen Zeiten. In der Zeit, die zwischen beiden Zeitpunkten verstreicht, geht die Kontraktionswelle durch das Stück Muskel zwischen beiden Stellen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle beträgt im zimmerwarmen Froschskelettmuskel 5 m in der Sekunde, im Warmblütermuskel 10—15 m, im Herzmuskel 5 10 cm, in glatten Muskeln 10—15 mm. Sie wird vermindert durch Abkühlung und Ermüdung.

Die Dauer der Kontraktionswelle in einem Faserquerschnitt ist natürlich kleiner als die Zuckungsdauer des ganzen Muskels, sie beträgt beim Froschmuskel etwa 0,05—0,09 Sek. Die Länge der Kontraktionswelle beträgt beim Froschmuskel 200—380 mm.

Beim quergestreiften Muskel geht die Kontraktion nie von einer Faser auf die andere über, wohl aber beim glatten.

Summation der Zuckungen. Tetanus. Treffen mehrere Einzelreize einen Muskel so schnell nacheinander, daß das Reizintervall kürzer ist als die Zuckungsdauer, so summieren sich die von den einzelnen Zuckungen herrührenden Verkürzungen. Der Verkürzungszuwachs, den jeder folgende Reiz hinzufügt, ist dabei aber kleiner, als der vom vorhergehenden Reiz bewirkte. Schließlich wird ein Maximum der Verkürzung erreicht, das bei weiter folgender Reizung nicht überschritten wird. Bei hinreichend kleinem Reizintervall entsteht so durch Summation von Zuckungen eine Dauerverkürzung, die man Tetanus nennt. Der Tetanus des zimmerwarmen Froschmuskels kommt zu stande, wenn etwa 20 Reize in der Sekunde den Muskel treffen.

Beim unbelasteten Muskel kann die tetanische Hubhöhe bis zu 80 % der Faserlänge betragen, beim belasteten ist sie umso kleiner, je größer die Belastung ist.

Der Herzmuskel ist schwierig zu tetanisieren (siehe S. 53).

Die willkürliche Muskelkontraktion ist auch tetanischer Art. Das ist zu erkennen an den Schwankungen der Verkürzung, die ein willkürlich kontrahierter Muskel oft zeigt und die man durch graphische Registrierung der Verdickung des Muskels zur Anschauung bringen kann. Es ergeben sich etwa 8—12 Oscillationen in einer Sekunde.

Muskelton. Von künstlich gereizten Muskeln, die durch einen Schallleiter mit dem Ohr verbunden werden, hört man einen Ton, dessen Schwingungszahl der Zahl der Reize entspricht. Auch von willkürlich gereizten Muskeln ist ein Ton (von der Schwingungszahl 19 in der Sekunde) zu hören; dieser Ton ist jedoch nicht durch die oscillatorische Erregung der Muskeln bei willkürlicher Kontraktion bedingt; denn auch bei Einzelzuckungen kann man Töne hören (siehe erster Herzton S. 56).

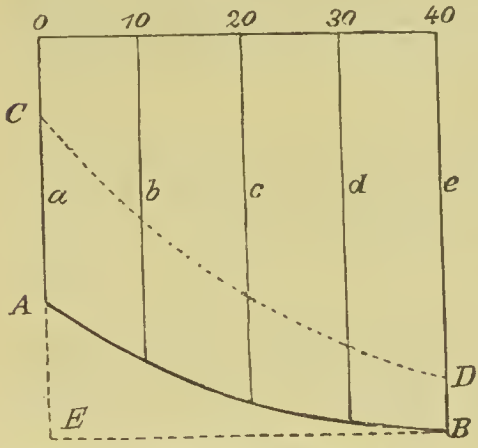


Fig. 10. Schema der Dehnungskurve des ruhenden und tätigen Muskels. Es sind a, b, c . . . die Längen des ruhenden Muskels bei 0, 10, 20 . . . g Last; die Kurve AB, die die unteren Enden der Längen verbindet, ist die Dehnungskurve des ruhenden Muskels. Entsprechend ergibt sich die Dehnungskurve CD des tetanisierten Muskels.

Dehnbarkeit des tetanisierten Muskels. Der tetanisierte Muskel ist dehnbarer als der ruhende; seine Dehnungskurve, die auch Aehnlichkeit mit einer Hyperbel hat, verläuft steiler als die des ruhenden (Fig. 10).

Dauerkontraktion von nicht tetanischer Natur. Bei Einwirkung von Dauerreizen auf den Muskel (z. B. Reizung mit Ammoniak, Durchleitung eines konstanten Stromes) tritt eine Dauerkontraktion ein, die nicht durch Verschmelzen von Zuckungen entsteht, also nicht tetanischer Art ist, und die auch nicht vom Reizorte aus sich nach Art der Kontraktionswelle ausbreitet.

b) Die Arbeitsleistung des erregten Muskels.

Die Arbeitsleistung ist das Produkt des gehobenen Gewichts mal der Hubhöhe.

Die Hubhöhe ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional der Faserlänge.

Die Kraft, mit der das Gewicht gehoben wird, ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional dem Querschnitt des Muskels.

Die absolute Kraft des Muskels ist gleich dem Gewicht, das den maximal tetanisierten Muskel gerade an seiner Verkürzung hindert. Die absolute Kraft beträgt für den quergestreiften Froschmuskel 3 kg, für den menschlichen Skelettmuskel 10 kg auf 1 cm^2 Querschnitt.

Die Arbeitsleistung des tätigen Muskels ist Null, wenn das belastende Gewicht entweder Null oder so groß ist, daß der Muskel es nicht mehr heben kann. Bei Belastungen zwischen Null und dem nicht mehr zu hebenden Gewicht wird Arbeit geleistet, und zwar nimmt die Größe der Arbeitsleistung mit der Belastung zunächst bis zu einem gewissen Maximum zu, dann wieder ab.

Das Maximum der Arbeit, die ein Muskel durch Erhebung einer konstant bleibenden angehängten Last um den Betrag der Verkürzung leisten kann, ist aber noch nicht die größtmögliche Arbeitsleistung, zu der der Muskel überhaupt befähigt ist. Mehr Arbeit leistet er nämlich, wenn während seiner Kontraktion die Last vermindert wird. Er verkürzt sich dann immer weiter und leistet so noch mehr Arbeit durch Erheben der verminderten Last.

Manche Muskeln des Menschen arbeiten vermöge der Gelenkeinrichtungen nach dem vorteilhaften Princip der Entlastung.

Arbeitsleistung unter Entlastung nach vorausgegangener kräftiger Anspannung des Muskels findet auch statt, wenn die Last nicht nur gehoben, sondern in die Höhe geworfen wird (z. B. bei Schleuderzuckungen). Auch hier sind demnach besonders günstige Bedingungen für die Arbeitsleistung gegeben; dies äußert sich darin, daß die Last höher steigt, als der eigentlichen Verkürzung des Muskels entspricht.

Außer der eigentlichen Arbeitsleistung kommt den Muskeln auch die wichtige Aufgabe zu, gehobene Gewichte, sowie die einzelnen Körperteile gegeneinander zu halten, was ebenfalls unter Kraftaufwand durch Anspannung der Muskeln geschieht.

Ein erwachsener Mann kann bei 8 Stunden Tätigkeit täglich eine Arbeit von etwa 300000 Kilogrammeter leisten.

B. Wärmebildung des erregten Muskels.

Von der im erregten Muskel umgesetzten Kraft kann etwa ein Viertel zur Arbeitsleistung verwendet werden, der Rest wird zu Wärme.

Dieser mechanische Nutzeffekt ist groß im Vergleich zu dem Nutzeffekt der Maschinen der Technik.

Die gesamte umgesetzte Kraft tritt als Wärme im erregten Muskel auf, wenn er keine äußere Arbeit geleistet hat; in diesem

Falle kann man also durch Bestimmung der Erwärmung des erregten Muskels den gesamten Kraftumsatz messen. Wenn beim Tetanus nach Erhebung des Gewichtes letzteres auf der Höhe gehalten wird, so leistet der Muskel hierbei keine weitere Arbeit, und infolgedessen wird die gesamte weiter umgesetzte Kraft zu Wärme.

Um den Muskelakt so zu leiten, daß der Muskel schließlich keine Arbeit geleistet hat, läßt man das gehobene Gewicht am Muskel hängen und bei der Wiederverlängerung wieder herabsinken. Die Messung der Muskelwärme geschieht bei ausgeschnittenen Froschmuskeln nach thermoelektrischer Methode mit Hilfe sehr feiner Thermosäulen. Beim Menschen kann die Erwärmung erregter Muskeln sogar direkt nachgewiesen werden durch feine Thermometer, die man der Haut über den Muskeln auflegt.

Der Froschskelettmuskel zeigt bei Einzelzuckung eine Temperaturzunahme von 0,001—0,005° C., bei Tetanus mehr. Die Wärmemenge, die die Zuckung von 1 g Froschmuskel liefert, beträgt etwa 3 Milligrammkalorien, was der Verbrennung von 0,0008 mg Zucker entspricht.

C. Elektrische Erscheinungen des erregten Muskels.

Erregte Stellen des Muskels verhalten sich elektrisch negativ gegen ruhende. Mit der Verkürzung fällt die Elektricitätsentwicklung aber nicht zusammen, denn sie beginnt bei der Zuckung des quergestreiften Skelettmuskels schon im Latenzstadium, und ist sogar größtenteils schon abgelaufen, ehe die Kontraktion beginnt. Der Kontraktionswelle geht also eine „Negativitätswelle“ voraus.

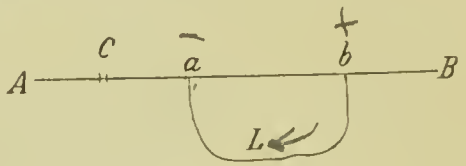


Fig. 11.

Legt man einer Muskelfaser AB der Fig. 11 an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C, so geht kurze Zeit darauf ein elektrischer Strom durch L von b nach a, wenn die Erregung bis a gelangt, mithin a negativ geworden ist, und bald danach ein Strom von a nach b, wenn die Erregung bei b angelangt ist. Diese Ströme, die sehr schnell nacheinander verlaufen, heißen **Aktionsströme**. Sie werden mit denselben Mitteln nachgewiesen, wie die Aktionsströme der Nerven (siehe S. 184).

Sekundäre Zuckung, sekundärer Tetanus. Legt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates auf die Oberfläche eines anderen Muskels auf und reizt den letzteren Muskel von seinem Nerven aus, so erfolgt Zuckung

resp. Tetanus beider Muskeln, weil die Aktionsströme des gereizten Muskels durch den seiner Oberfläche aufgelegten Nerven des Nervmuskelpräparates gehen und diesen reizen. Dauerkontraktionen von nicht tetanischer Natur geben keinen sekundären Tetanus.

Schneidet man einen Muskel quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt: **Ruhestrom des Muskels.** An der Schnittfläche fängt nämlich der Muskel an abzusterben, und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Muskel hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine **„negative Schwankung"** des Ruhestromes ein.

Die elektromotorische Kraft des Ruhestromes des Muskels beträgt etwa 0,07 Volt.

Die Ursache und Bedeutung der elektrischen Erscheinungen des erregten und absterbenden Muskels sind unbekannt.

§ 3. Die Erregung und die Erregbarkeit des Muskels.

Die Reize, die den Muskel erregen, werden eingeteilt in:

A. indirekte, d. s. Reize, die zunächst den motorischen Nerven treffen, von dem aus dann der Muskel gereizt wird.

B. direkte, d. s. Reize, die den Muskel erregen, wenn sie ihn unmittelbar treffen. Der Muskel ist direkt, d. h. ohne Vermittlung des Nerven, erregbar. Dies geht hervor aus folgendem:

a) Im Froschsartorius breiten sich die Nervenfasern nur in der Mitte des Muskels aus, die beiden Enden sind, wie die mikroskopische Untersuchung gelehrt hat, in einer Ausdehnung von etwa ein Achtel der ganzen Länge nervenfrei. Reizt man nun ein solches nervenfreies Ende dieses Muskels, so tritt doch Erregung des Muskels ein.

b) Ammoniak erregt die Nervenfasern nicht, wohl aber den Muskel direkt.

c) Das amerikanische Pfeilgift Curare lähmt die Nervenendigungen des Muskels. Bei einem mit Curare vergifteten Tiere hat die Nervenreizung daher keine Wirkung mehr auf den Muskel, der curaresierte Muskel ist aber noch direkt erregbar.

d) „Idiomuskulärer Wulst" heißt eine lokale Kontraktion der Muskelfasern, die nach mechanischer Reizung bei abnormen Muskeln (bei Ermüdung, Erkrankungen) an der Reizstelle entsteht, und von da sich oft nicht weiter ausbreitet. Der idiomuskuläre Wulst entsteht bloß an den direkt gereizten Muskelstellen, breitet sich also nicht dem Verlaufe der Nervenfasern nach aus.

Direkte Reize des Muskels sind:

1. Mechanische: Schneiden, Quetschen des Muskels wirkt erregend.

Die äußeren mechanischen Bedingungen haben auch Einfluß auf die Erregbarkeit. Bei gleicher Reizstärke wird nämlich umsomehr Kraft umgesetzt, je größere Widerstände sich der Kontraktion des Muskels entgegenstellen. Dies ist zweckmäßig, weil der Muskel so von selbst gegen größere Hindernisse mehr Kraft aufbietet.

2. Thermische: Erwärmen über 40° bewirkt eine anhaltende Kontraktion, die schließlich in Wärmestarre übergeht, welche der Totenstarre (siehe S. 168) wesensgleich ist. Die Erregbarkeit ist unterhalb 40° umso größer, je höher die Temperatur ist.

Auch durch Licht ist direkte Reizung bei manchen Muskeln (Irismuskel des Aales und Frosches) beobachtet worden.

3. Chemische: Gewisse chemische Agentien wirken erregend. z. B. Ammoniak, alkalische Natronsalzlösungen, schädigen aber den Muskel zugleich, so daß er schließlich unerregbar wird. Andere Substanzen wirken bloß schädigend, ohne vorher zu erregen, z. B. Säuren. Indifferent für den Muskel ist die physiologische (0,6 %ige) Kochsalzlösung.

4. Elektrische: Ein konstanter Strom von hinreichender Stärke durch den Skelettmuskel in der Längsrichtung durchgeleitet, bewirkt bei seiner Schließung eine Zuckung, zuweilen auch bei der Oeffnung. Bei der Schließungszuckung geht die Kontraktionswelle von der Kathode, bei der Oeffnungszuckung von der Anode aus. Während der Dauer des Durchfließens des Stromes zeigt der Muskel eine Dauerverkürzung, die aber geringer ist als die Verkürzung der Schließungszuckung.

Wird der Strom quer durch die Muskelfaser geleitet, so wirkt er nicht erregend.

Der Strom bedarf einer gewissen Dauer seiner Einwirkung, um zu erregen; sehr kurz dauernde Ströme wirken nicht. Die verschiedenen Muskelarten verhalten sich aber in dieser Hinsicht dem Strom gegenüber verschieden. Während die Erregung des quergestreiften Skelettmuskels mehr durch plötzliche Stromesschwankung, als durch lange Dauer des Stromes begünstigt wird, wird die Erregung des glatten Muskels mehr durch längere Dauer des Stromes als durch schnelle Aenderung der Stromstärke begünstigt. Bei glatten Muskeln tritt daher auch die Schließungsdauerkontraktion in stärkerem Maße auf als bei quergestreiften.

Einzelne Induktionsströme wirken wegen ihrer kurzen Dauer auf den glatten Muskel nicht erregend, wohl aber mehrere schnell aufeinander folgende Induktionsströme. Der glatte Muskel zeigt also in besonderem Maße das Phänomen der Reizsummation.

Der Herzmuskel steht hinsichtlich seiner Erregbarkeit in der Mitte zwischen glatten und quergestreiften Muskeln. Er hat noch das Besondere, daß er nicht Dauerkontraktionen, sondern rhythmische Kontraktionen ausführt, wenn er durch den konstanten Strom erregt wird.

Der Strom verändert an der Stelle seines Ein- und Austritts auch die Erregbarkeit des Muskels und zwar geradeso wie beim Nerven (siehe S. 187).

Der Leitungswiderstand für den elektrischen Strom ist in der Längsrichtung der Muskelfasern 2½ Millionen Mal, in querer Richtung 12½ Millionen Mal größer als der des Quecksilbers.

Beziehung zwischen Reiz- und Erregungsgröße.

Die Erregungsgröße (meßbar durch Bestimmung der Hubhöhe oder der Wärmeentwicklung) nimmt mit Zunahme der Reizgröße nur bis zu einem gewissen Maximum zu, über das hinaus durch weitere Verstärkung des Reizes keine größere Erregung mehr zu stande gebracht wird.

Die **normale Erregung** ist bei den verschiedenen Muskelarten eine verschiedene:

1. Die Skelettmuskeln werden erregt durch indirekte Reize, die vom Centralnervensystem ausgehend den Muskeln auf den Bahnen der motorischen Nerven zugeleitet werden.

2. Der Herzmuskel dagegen hat wahrscheinlich myogene Erregung, d. h. er wird erregt durch Reize, die direkt, ohne Vermittlung des Nervensystems, auf ihn einwirken.

Der normale Herzreiz ist wahrscheinlich ein chemischer. Bemerkenswert ist, daß das ausgeschnittene Warmblüterherz noch längere Zeit am Schlagen bleiben kann, und daß man es, falls es schon stillsteht, auch wieder zur Tätigkeit anregen kann, wenn man es künstlich durchblutet mit Ringerscher Flüssigkeit (d. i. eine wäßrige Lösung von 0,8 % NaCl, 0,01 % $NaHCO_3$, 0,01 % $CaCl_2$, 0,0075 % KCl), zumal wenn diese Flüssigkeit noch mit Sauerstoff gesättigt wird. Der Reiz im Herzmuskel wirkt dauernd, bringt aber infolge der Eigenart des Herzmuskels rhythmische Kontraktionen hervor. Rhythmische Kontraktionen bei Dauerreizung sind freilich auch bei Skelettmuskeln beobachtet worden, wenn man sie in die Biedermannsche Flüssigkeit (d. i. eine wäßrige Lösung von 0,5 % NaCl, 0,2 % Na_2HPO_4, 0,05 % Na_2CO_3) eintaucht.

3. Myogene Erregung glatter Muskeln kommt auch vor.

Beispielsweise zeigt der ganglienfreie glatte Musculus retractor penis des Hundes rhythmische Kontraktionen ganz wie das Herz.

Ob freilich alle diejenigen Erregungen glatter Muskeln, die unabhängig vom Centralnervensystem erfolgen, myogen sind, oder ob sie durch die in den peripheren Organen befindlichen Ganglienzellen vermittelt werden, muß dahingestellt bleiben.

Trotz ihrer automatischen Funktionen stehen Herzmuskel und glatte Muskeln doch unter dem Einfluß des Centralnervensystems, welches für diese Gebilde sowohl anregende, als auch hemmende Nervenfasern abgibt.

Die **Erregbarkeit** des Muskels ist außer von den erwähnten Einflüssen (mechanische Bedingungen, Temperatur, chemische Agentien, elektrischer Strom) überhaupt abhängig von der Erhaltung der normalen Lebensbedingungen.

Ausgeschnittene Muskeln verlieren ihre Erregbarkeit, Warmblütermuskeln nach wenigen Stunden, Kaltblütermuskeln bei mittlerer Temperatur nach 2—3 Tagen, bei niedriger Temperatur nach längerer Zeit (bis zu 12 Tagen). Unterbrechung der Blutzufuhr, mangelhafte Zufuhr von Sauerstoff setzt die Erregbarkeit bei Warmblütermuskeln bald herab.

Die Erregbarkeit bleibt ferner nur erhalten bei zweckmäßigem Wechsel zwischen Ruhe und Tätigkeit. Einerseits nimmt bei vollständiger Ruhe (z. B. bei Muskeln von Gliedern, die in fixen Verbänden längere Zeit ruhen) die Erregbarkeit ab, anderseits leidet die Erregbarkeit bei zu großer Anstrengung durch Ermüdung. Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven hat nach einiger Zeit beim Skelettmuskel auch Erlöschen der Erregbarkeit und Schwund des Muskels zur Folge, nicht aber bei glatten Muskeln.

Die **Ermüdung** äußert sich objektiv in Herabsetzung der Erregbarkeit, geringerer Leistungsfähigkeit, subjektiv in schmerzhaften Empfindungen in dem angestrengten Muskel. Die Ermüdung beruht darauf, daß:

1. die durch angestrengte Tätigkeit des Muskels sich in ihm häufenden Zersetzungsprodukte, z. B. Milchsäure, die Erregbarkeit herabsetzen;

2. der Sauerstoffvorrat und das Brennmaterial des Muskels verbraucht werden.

Gönnt man dem ermüdeten Muskel Ruhe, so erholt er sich; die Erregbarkeit nimmt bei der Erholung wieder zu durch Entfernung der Ermüdungsstoffe und Zufuhr von Sauerstoff und Brennmaterial.

Tod des Muskels, **Totenstarre.** Der Muskel stirbt ab unter Erscheinungen, die denen bei der Kontraktion sehr ähnlich sind.

Beim absterbenden Muskel treten, wie beim kontrahierten, auf: Verkürzung, durch die die Spannung totenstarrer Muskeln bewirkt wird, Wärmebildung, Sauerstoffverbrauch, Bildung von Kohlensäure und Milchsäure, Glykogenschwund, elektrische Erscheinungen. Man faßt daher die Totenstarre auf als eine letzte Kontraktion des absterbenden Muskels.

Außer den erwähnten Vorgängen tritt im absterbenden Muskel auch Myosingerinnung ein, durch welche der tote Muskel ein weißliches, trübes Aussehen erhält.

Das Nervensystem hat Einfluß auf den Eintritt der Starre. Bei Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, tritt die Starre später ein, als bei Muskeln mit unversehrten Nerven.

Die Wärmestarre, die beim Absterben des Muskels infolge der Einwirkung von Temperaturen über 40° eintritt, ist identisch mit der Totenstarre.

Anhang. Protoplasma- und Flimmerbewegung.

1. Protoplasmabewegung.

Die weißen Blutkörperchen verändern ihre Gestalt wie Amöben, indem sie Protoplasmafortsätze bald ausstrecken, bald einziehen. Sie verändern dadurch ihren Ort, indem die Fortsätze auf ihrer Unterlage festklebend den ganzen Zellkörper nachziehen. Im Ruhezustand sind die Protoplasmafortsätze eingezogen, die Zelle ist kugelig abgerundet.

Innerhalb des für das Leben dieser Gebilde unschädlichen Temperaturbereichs ist die Protoplasmabewegung umso lebhafter, je höher die Temperatur ist. Bei den höchsten zulässigen Temperaturen (wenig über 40° C.) werden die Fortsätze allerdings ganz eingezogen; in der Wärmestarre sind daher die Zellen kugelig. Sauerstoffmangel wirkt lähmend.

Reizt man die Zellen mit Induktionsströmen, so werden die Fortsätze eingezogen. Reize, die von einer Seite her einwirken, können einen richtenden Einfluß auf die Bewegungen ausüben, z. B. chemische Einflüsse, wenn sie vorwiegend von einer Seite her wirken. Die Wanderung der Leukocyten durch die Gefäßwände in die Gewebe scheint vorwiegend durch einseitig wirkende chemische Reize veranlaßt zu werden.

Auf die Bewegung vieler nackter Protoplasmakörper wirkt auch der konstante Strom richtend ein durch verschiedene polare Wirkung an der Stelle seines Ein- und Austritts. So beobachtet man bei manchen Amöben Wanderung in der Richtung zur Kathode hin. Die richtende Wirkung der chemischen und elektrischen Reize nennt man Chemotaxis und Galvanotaxis.

2. Flimmerbewegung.

Die Epithelzellen mancher Schleimhäute tragen an ihrer freien Oberfläche Cilien, welche Schwingungen in bestimmter Richtung hin und her ausführen. Die Schwingung nach der einen Seite geschieht schneller als die nach der entgegengesetzten; deshalb werden leichte auf der Schleimhautoberfläche befindliche Körperchen in der Richtung, nach der der Ausschlag schneller erfolgt, fortbewegt.

Die Flimmerepithelzellen einer Schleimhaut stehen untereinander in physiologischem Zusammenhang, durch den eine Bewegung aller Cilien in geordnetem Sinne vermittelt wird. Das Organ, welches den physiologischen Zusammenhang vermittelt, und von dem aus die Erregung der Flimmerhaare erfolgt, liegt in dem an der Oberfläche der Zellen gelegenen Basalsaum, dem die Flimmerhaare aufsitzen.

Die Tätigkeit der Flimmerzellen wird begünstigt durch Sauerstoffzufuhr und schwach alkalische Reaktion der umspülenden Flüssigkeit.

Beim Menschen ist Flimmerepithel vorhanden auf der Schleimhaut der Luftwege, des Uterus und der Tuben, sowie auf dem Ependym der Hirnhöhlen. Die Flimmerbewegung in den Luftwegen befördert den Schleim und eingeatmeten Staub nach außen; die Flimmerbewegung in Tuben und Uterus dient zur Bewegung des Eies.

Die Samenfäden (Spermatozoën) bestehen aus einem Kopf und einem langen, fadenförmigen Schwanz, welch letzterer peitschenförmige oder pendelartige Bewegungen ausführt, analog den Cilien der Flimmerzellen, und dadurch die Ortsbewegungen des ganzen Samenfadens bewirkt. Die Bewegungen werden durch schwach alkalische Reaktion des flüssigen Mediums, in der sich die Fäden bewegen, begünstigt, durch saure Reaktion geschwächt.

Kapitel XV. Specielle Bewegungslehre.

Gegenstand der speciellen Bewegungslehre sind:

1. Die Wirkungen der Skelettmuskeln im allgemeinen;
2. Stehen, Gehen und Laufen;
3. Stimm- und Sprachbildung.

§ 1. Wirkung der Skelettmuskeln im allgemeinen.

A. Die Knochen und ihre Verbindungen.

Die Knochen sind feste Körper, die zur Stütze der Weichteile dienen. Ihr Bau ist derart, daß den Anforderungen größter Festigkeit bei möglichst geringer Masse genügt ist; aus diesem Grunde sind z. B. die langen Knochen im Innern hohl und in kurzen Knochen sind die Lamellen besonders in solchen Richtungen angeordnet, in denen vorwiegend Druck oder Zug auf die Knochen ausgeübt wird (siehe Fig. 12).

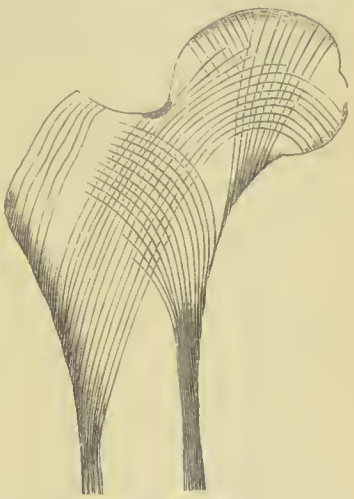


Fig. 12. Anordnung der Knochenlamellen im oberen Ende des Femur (nach H. Meyer). Die Knochenlamellen liegen in der Richtung, in der der Druck der Körperlast wirkt und in der die am Trochanter major inserierenden Muskeln ziehen.

Die Knochenverbindungen sind einzuteilen in:

1. **Synchondrosen,** Verbindungen zweier Knochen durch Knorpel, d. s. Knochenverbindungen, die eine bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen zueinander bedingen, wenn keine äußeren Kräfte auf die Knochen wirken. Die durch Synchondrosen verbundenen Knochen können von äußeren Kräften nach allen Richtungen hin gegeneinander bewegt werden, wobei der Knorpel verbogen wird. Der Umfang dieser Bewegungen ist aber sehr gering.

2. **Gelenke,** d. s. Knochenverbindungen ohne bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen.

Die einander zugekehrten Flächen zweier gelenkig verbundener Knochen berühren sich, sind glatt und können aufeinander gleiten. Das Gleiten wird begünstigt durch die im Gelenke befindliche Gelenkschmiere, Synovia.

Die Synovia ist eine alkalische, fadenziehende, oft durch Zellreste getrübte Flüssigkeit. Sie enthält Eiweiß, Salze und eine schleimige Substanz, jedoch kein echtes Mucin. Ihre Zusammensetzung wechselt, je nach Ruhe oder Bewegung.

In manchen Fällen befinden sich zwischen den gelenkig verbundenen Knochen noch Knorpel (Gelenkzwischenknorpel), die die

Gelenkflächen vergrößern und das Gleiten der Knochen aufeinander selbst in solchen Fällen begünstigen, wo die eine Knochenfläche nicht der Abdruck der anderen ist.

Die Gelenke sind umhüllt von der Gelenkkapsel, einer bindegewebigen Membran, die an die verbundenen Knochen angeheftet ist, und die wegen ihrer Schlaffheit eine ausgiebige Bewegung der Knochen gegeneinander gestattet.

Manche Gelenke, die Amphiarthrosen, haben jedoch eine so straffe Kapsel, daß eine ausgiebige Bewegung der verbundenen Knochen nicht möglich ist. Diese Gelenke sind mechanisch gleichbedeutend den Synchondrosen.

Die Gelenkflächen sind Rotationsflächen. Eine Rotationsfläche ist eine Fläche, die von einer ebenen Kurve beschrieben wird, wenn man die Kurve um eine in ihrer Ebene gelegene Gerade als Achse dreht.

Nach der Form der Kurve, durch deren Drehung die Rotationsfläche entsteht, und der Lage der als Drehungsachse dienenden Geraden sind die Gelenke einzuteilen:

1. Die Kurve ist ein Kreisbogen.

a) Die Gerade geht durch den Mittelpunkt des Kreisbogens. Die Rotationsfläche ist ein Stück einer Kugelfläche.

Gelenke mit solchen Flächen heißen Kugelgelenke oder Arthrodien. Bei ihnen bewegen sich die verbundenen Knochen um beliebig viele Drehungsachsen, die sämtlich durch den Kugelmittelpunkt gehen. Man kann aber auch die sämtlichen möglichen Bewegungen zurückführen auf Bewegungen um drei aufeinander senkrechte, durch den Kugelmittelpunkt gehende Achsen. Die Kugelgelenke können daher auch dreiachsige Gelenke genannt werden.

Beispiel: Hüftgelenk, Schultergelenk.

b) Die Gerade geht nicht durch den Mittelpunkt des Kreises.

α) Sie liegt auf der konkaven Seite des Kreisbogens: Ovalfläche, Ovalgelenk.

Das Ovalgelenk ist zweiachsig; die eine Achse fällt mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammen, die andere liegt zur ersten senkrecht gekreuzt.

Beispiel: Vorderarm-Handwurzel-Gelenk.

β) Die Gerade liegt auf der konvexen Seite des Kreisbogens: Sattelfläche, Sattelgelenk.

Das Sattelgelenk ist auch zweiachsig; die Achsen liegen analog denen des Ovalgelenkes. Beispiel: Gelenk zwischen Os multangulum majus und Metacarpus pollicis.

2. Die Kurve hat eine beliebige Form mit Ausnahme eines Kreisbogens, die Lage der Geraden ist auch beliebig.

Solche Gelenke heißen Charniergelenke; sie haben eine Drehungsachse, die mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammenfällt. Denkt man sich den einen von zwei durch Charniergelenk verbundenen Knochen feststehend, so beschreibt ein Punkt des zweiten beweglich gedachten Knochens bei der Bewegung einen Kreis. Beispiel: Gelenke zwischen den Phalangen.

Als besondere Fälle sind noch zu erwähnen:

1. Das Schraubengelenk, ein einachsiges Gelenk, bei dem ein Punkt des beweglich gedachten Knochens nicht einen Kreis, sondern eine Schraubenlinie beschreibt. Beim Schraubengelenk findet bei der Drehung zugleich eine gegenseitige Verschiebung der beiden Knochen in der Achsenrichtung statt. Beispiel: Ellenbogengelenk.

2. Das Spiralgelenk. Die Rotationsfläche des Spiralgelenks kann man sich in folgender Art zu stande gekommen denken: Die Kurve, die bei der Drehung um die Gerade die Rotationsfläche beschreibt, möge während dieser Drehung nicht denselben Abstand von der Geraden beibehalten, sondern mit Zunahme der Drehung sich der Geraden nähern. Ein Punkt der Kurve beschreibt deshalb nicht einen Kreis, sondern eine Spirallinie. Bei einem Spiralgelenk beschreibt ein Punkt des beweglich gedachten Knochens demnach auch nicht einen Kreis, sondern eine Spirale. Beispiel: Kniegelenk.

Haftmechanismen der Gelenke. Außer durch Bänder (Ligamenta accessoria der Charniergelenke) und Spannung der umgebenden Muskeln werden die gelenkig verbundenen Knochen zusammengehalten durch den Luftdruck.

Schneidet man an einer Leiche sämtliche Verbindungen zwischen Oberschenkel und Becken durch, auch die Gelenkkapsel des Hüftgelenks, so bleibt der Schenkel doch im Hüftgelenk hängen, weil der Luftdruck die Gelenkflächen gegeneinander drückt. Die Kraft, mit der der Luftdruck die Knochen zusammenhält, beträgt beim Hüftgelenk etwa 22 kg, d. i. mehr als das Gewicht des Beines.

Hemmung der Bewegung gelenkig verbundener Knochen. Der Bewegungsumfang der Knochen ist natürlich ein beschränkter und wird oft noch eingeengt durch hemmende Knochenfortsätze (z. B. das Olecranon ulnae, das die Durchbiegung des Ellbogens nach vorn hemmt) und Bänder (z. B. das Ligamentum cruciatum posterius des Knies, welches das Durchdrücken des Knies nach hinten verhindert).

B. Wirkung der Muskeln auf die Knochen. Durch die Kontraktion eines Muskels werden seine Insertionspunkte gegeneinander verschoben. Wirksam kann daher nur ein Muskel sein, dessen Insertionspunkte gegeneinander verschiebbar sind.

Die Versehiebungsrichtung fällt nicht immer mit der Längsriehtung der Muskelfasern zusammen, weil die Insertionspunkte nieht frei gegeneinander beweglich sind, sondern der Modus ihrer Bewegung gegeneinander vorgeschrieben ist durch die Art der Knoehenverbindung.

Liegen z. B. die beiden Insertionspunkte an zwei Knochen, die durch Kugelgelenk verbunden sind, und denkt man sich den einen Knochen feststehend, so kann der Insertionspunkt des anderen nur Orte einnehmen, die alle auf einer Kugelfläche liegen. Sind die Knochen durch ein Charniergelenk verbunden, so bewegt sich der beweglich gedachte Insertionspunkt sogar nur auf einem Kreise.

Dureh die Kontraktion werden die Insertionspunkte einander genähert, falls die Muskelfasern gerade ausgestreekt sind zwischen den Insertionspunkten.

Sind die Muskeln nicht gerade ausgestreckt zwischen den Insertionspunkten, sondern bewegen sie sich über eine rollenartige Vorrichtung, so kann bei der Kontraktion der eine Insertionspunkt vom anderen sogar entfernt werden. Das ist z. B. der Fall beim Musculus trochlearis, dessen Insertion am Augapfel von der Insertion an der Optikusscheide bei der Kontraktion entfernt wird, weil die Trochlea als Rolle dient.

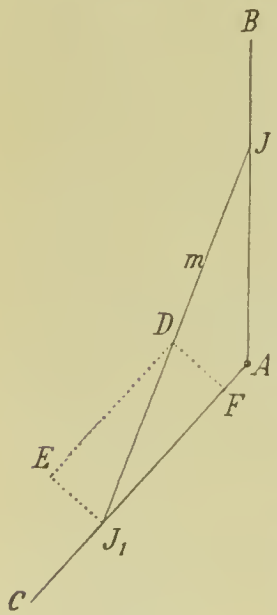


Fig. 13.

Der Muskel wirkt bloß dann mit seiner vollen Kraft auf seine Insertionspunkte bewegend, wenn diese Punkte sieh in der Längsrichtung der Fasern bewegen können. In allen anderen Fällen wirkt nur ein Teil der Muskelkraft bewegend, der gefunden wird durch Zerlegung der Kraft in Komponenten nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte.

Beispiel: In Fig. 13 bedeuten AB und AC zwei Knochen, die im Charniergelenke A um eine in A senkrecht auf der Ebene der Zeichnung stehende Achse beweglich sind. J und J_1 sind die Insertionspunkte einer Muskelfaser m, deren Kontraktion den Punkt J_1 in der Richtung senkrecht auf AC bewegen würde (J ist feststehend gedacht). Die Kraft des Muskels sei dargestellt durch die Länge der Linie J_1D, dann findet man den bewegend auf J_1 wirkenden Kraftanteil, wenn man J_1D nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte zerlegt in

die Komponente J_1E und die darauf senkrechte J_1F. J_1E gibt die Größe der Kraft an, die bewegend auf J_1 wirkt.

Bei einem Kugelgelenk zerlegt man die Muskelkraft in zwei Komponenten, die in die Ebene fallen, die durch die Zugrichtung des Muskels und den Mittelpunkt der Kugel gelegt ist. Die eine der Komponenten, die wirksame, liegt in der Bewegungsrichtung des beweglich gedachten Insertionspunktes, die andere steht senkrecht darauf.

Wirken auf einen Punkt eines beweglichen Knochens zwei oder mehrere Muskeln, so wird für jeden einzelnen erst die wirksame Kraftkomponente gesucht, und aus den erhaltenen einzelnen Kraftkomponenten eine einzige Resultierende nach dem Gesetz des Parallelogramms der Kräfte konstruiert.

Synergeten heißen Muskeln, die gleichsinnig, Antagonisten solche, die entgegengesetzt bewegend auf einen Punkt wirken.

Die Bewegungen der Knochen lassen sich im übrigen nach den Hebelgesetzen zergliedern, da alle beweglichen Knochen als ein- oder zweiarmige Hebel angesehen werden können.

Hebelarm der Kraft und der Last ist die Entfernung der Gelenkachse von der Richtung, in der die Kraft und die Last wirken.

Die Hebelarme der Kraft sind im Körper meist kleiner als die Hebelarme der Last. Diese Anordnung ist aber nicht ungünstig, weil dadurch die Bewegungen an Geschwindigkeit gewinnen, wenn auch auf Kosten der Kraft.

Während der Bewegung des beweglich gedachten Knochens ändert sich häufig die Größe des Hebelarms der Kraft oder des Hebelarms der Last.

Von Interesse sind Verkleinerungen des Hebelarms der Last während der Bewegung, weil dabei der Muskel Arbeit leistet nach dem vorteilhaften Princip der Entlastung (siehe Seite 163). Eine unter Entlastung des Muskels stattfindende Bewegung ist z. B. das Erheben des Körpers im Kniegelenk. In der Stellung mit gebeugten Knieen ist der Hebelarm der Last die horizontale Entfernung der Kniegelenkachse von der Schwerlinie des Körpers, d. i. dem Lote, das von dem am Promontorium gelegenen Schwerpunkte aus gefällt ist. Die Entfernung wird immer kleiner, je mehr wir uns erheben, und ist bei aufrechter Stellung annähernd Null. Die Zugrichtung des Quadriceps, der die Streckung im Knie bewirkt, behält aber während der Bewegung annähernd die gleiche Entfernung von der Kniegelenkachse bei.

§ 2. Stehen, Gehen, Laufen.

Die gewöhnliche aufrechte Haltung (Stehen) und die gewöhnlichen Ortsbewegungen (Gehen, Laufen) haben bei allen Menschen

eine typische Form, weil ihnen ein gemeinsames Princip, nämlich das der geringsten Muskelanstrengung, zu Grunde liegt. Wir sind gewohnt, so zu stehen und uns so zu bewegen, daß die Muskeln dabei so wenig wie möglich angestrengt werden.

Aufrechtes Stehen ist die Stellung des Körpers, bei der sein Schwerpunkt senkrecht über der von beiden Füßen gebildeten Unterstützungsfläche liegt, und bei der die Glieder so gegeneinander fixiert sind, daß ihre Längserstreckungen annähernd senkrecht gerichtet sind.

Die Unterstützungsfläche ist ein Sechseck, dessen Eckpunkte von den Köpfchen des ersten und fünften Metatarsus und vom Tuber calcanei beiderseits gebildet werden. Der Schwerpunkt des Körpers liegt etwas vor dem Promontorium der Wirbelsäule.

Die Muskeln, die beim ungezwungenen Stehen die Fixation der Glieder durch ihre Kontraktion bewirken, sind im wesentlichen nur:

1. Die Wadenmuskeln, deren Anspannung verhindert, daß der Körper vornüber fällt durch Beugung der Unterschenkelknochen gegen den Fuß im Fußgelenk.

2. Die Nackenmuskeln, deren Anspannung ein Vornübersinken des Kopfes (Sinken des Kinns auf die Brust, wie im Schlafe) verhindert.

3. In geringem Maße sind noch die Hals- und Lendenmuskeln angespannt, die eine Verbiegung der Hals- und Lendenwirbelsäule verhindern.

Im übrigen werden die Glieder gegeneinander festgehalten nur durch Bänder und zwar:

1. die Ligamenta ileofemoralia superiora (Ligamenta Bertini), die verhindern, daß der Rumpf nach hinten überfällt durch Drehung in beiden Hüftgelenken;

2. die Ligamenta cruciata posteriora der Kniegelenke, die bei gestrecktem Kniegelenk verhindern, daß der Rumpf und die Oberschenkel zusammen nach vorne durch Drehung in den Kniegelenken überfallen.

Die Arme hängen schlaff am Rumpfe herab, bedürfen also keiner Mechanismen zur Fixation.

Die Auswärtsstellung der Füße begünstigt die Haltung der Unterschenkel gegen die Füße im Sprunggelenk, weil bei Auswärtsstellung der Füße die beiden Gelenksachsen nicht in eine Richtung fallen, sondern nach vorne konvergieren. Dadurch ist eine gleichzeitige Rotation um beide Achsen ohne Stellungsveränderung der Beine unmöglich.

Ortsbewegungen.

Bei Betrachtung der Ortsbewegungen können Kopf und Rumpf mit den daran hängenden Armen als ein auf den Beinen in den Hüftgelenken balancierender Körper angesehen werden.

Die Beine dienen dazu, den Körper zu stützen und durch ihre Streckung vorwärts zu stemmen.

Die Beine können am Rumpfe pendelartig ohne Muskelanstrengung von hinten nach vorne und umgekehrt schwingen. Damit ein Bein schwingen kann, wird es durch leichte Beugung in Hüft-, Knie- und Fußgelenk etwas gehoben, während das andere den Körper stützt.

Der Oberkörper ist bei den Ortsbewegungen etwas nach vorne geneigt, und zwar umsomehr, je größer die Bewegungsgeschwindigkeit ist.

Jede Vorwärtsbewegung kommt so zu stande, daß abwechselnd ein Bein den Oberkörper stützt und vorwärts stemmt, das andere leicht gebeugt pendelartig von hinten nach vorne schwingt.

Beim **Gehen** wechselt ein Zeitraum, in dem beide Beine auf dem Boden aufstehen, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt. Beim **Laufen** wechselt ein Zeitraum, in dem kein Bein auf dem Boden aufsteht, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt.

Der Vorgang vom Beginn der Schwingung des einen Beines bis zum Beginn der nächsten Schwingung des anderen Beines wird Schritt genannt. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist umso größer, je größer die Schrittlänge und die Schrittzahl (resp. je kleiner die Schrittdauer) ist. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen beschränkt — sie beträgt höchstens 2,5 m in 1 Sek. — weil wegen des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine Schrittlänge und Schrittzahl ein gewisses Maß nicht übersteigen können. Beim Laufen kann die Bewegungsgeschwindigkeit größer als beim Gehen gemacht werden, weil die Schrittlänge und die Schrittzahl wegen des gleichzeitigen Schwingens beider Beine größer werden können.

Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen umso größer, je niedriger die Schenkelköpfe getragen werden.

Gleichzeitig mit den Bewegungen der Beine findet ein entgegengesetztes rhythmisches Pendeln der Arme statt.

Die abwechselnden Hebungen und Senkungen des Körperschwerpunkts sind beim Gehen gering (etwa 32 mm).

Die Arbeitsleistung des Körpers beim Gehen in der Ebene beträgt pro Schritt etwa 3 Kilogrammeter, beim Lauf mehr; es ist

das allerdings keine bleibende Arbeit, weil bei jedem Schritte die Erhebung des Körpers gleich wieder rückgängig gemacht wird.

§ 3. Stimm- und Sprachbildung.

1. Stimmbildung.

Der Kehlkopf mit den Stimmbändern bildet eine Zungenpfeife mit membranösen Zungen. Bei der Stimmbildung werden die Innenränder der Stimmbänder bis zur Berührung einander genähert und gespannt. Wenn nun die Exspirationsluft durch den Kehlkopf streicht, versetzt sie die Stimmbänder in Schwingungen. Durch die Schwingungen der Stimmbänder wird die Stimmritze abwechselnd

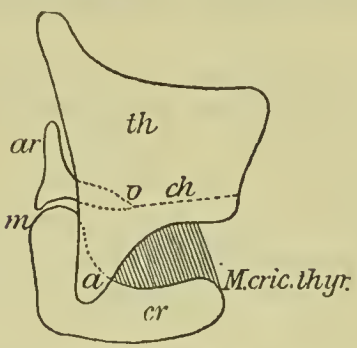


Fig. 14. Kehlkopf im Profil.
th: Schildknorpel. a: Kleines Horn des Schildknorpels. ar: Gießbeckenknorpel. m: Processus muscularis. v: Processus vocalis. ch: Stimmband. cr: Ringknorpel.

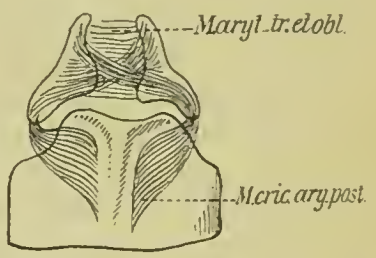


Fig. 15. Hintere Seite des Kehlkopfes, mit dem Musculus arytaenoideus transversus et obliquus und dem Musculus crico-arytaenoideus posticus.

geöffnet und wieder geschlossen, so daß die Exspirationsluft stoßweise aus dem Kehlkopf austritt. So entstehen Luftschwingungen, die durch Resonanz im Lungenluftraum, im Mund und im Rachen verstärkt und von unserem Ohr als Schall empfunden werden.

a) Mechanismus der Stimmbandeinstellung.

Die Kehlkopfknorpel, die für die Stimmbandeinstellung in Betracht kommen, sind:

1. Der Ringknorpel, ein Knorpelring im oberen Ende der Tracheawand; er hat die Form eines Siegelrings, das Siegel nach hinten gerichtet (cr Fig. 14).

2. Der Schildknorpel (th) besteht aus zwei vorn unter rechtem Winkel zusammenstoßenden, senkrecht stehenden Platten, deren hinterer Rand oben in die großen, unten in die kleinen Hörner (a) übergeht. Die Spitzen der kleinen Hörner sind gelenkig

verbunden mit den Seitenflächen des Ringknorpels. Die Gelenkachse, um den sich der Schildknorpel gegen den Ringknorpel in diesen gelenkigen Verbindungen dreht, ist horizontal von rechts nach links gerichtet.

3. Die Gießbecken- oder Stellknorpel (ar), zwei dreiseitige Pyramiden, deren Grundflächen durch Gelenk beweglich auf dem hinteren Teile des oberen Randes des Ringknorpels stehen.

Die Stimmbänder sind faltige Vorsprünge der inneren Kehlkopfwand, die sich vorne an der Hinterwand des Schildknorpels, hinten an den Processus vocales, d. s. die vorderen Spitzen der dreiseitigen Grundflächen der Gießbeckenknorpel, anheften. Bei ruhigem Atem ist der Raum zwischen den Stimmbändern und den beiden Gießbeckenknorpeln, die Stimmritze, offen. Sie hat die Form

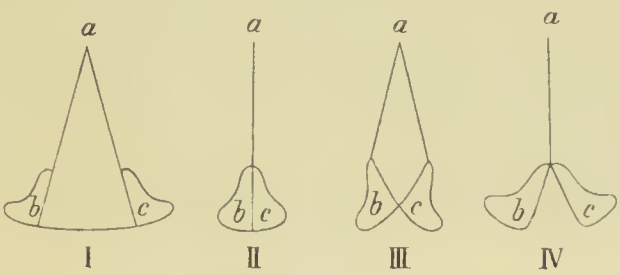


Fig. 16. Schema der Stimmbandeinstellung.
a: Vorderes Ende der Stimmbänder, b und c: Grundfläche der Gießbeckenknorpel. I: Ruhestellung. II: Die Gießbeckenknorpel sind einander genähert, die Stimmbänder zur Stimmbildung eingestellt. III: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. arytaen. transversus u. obliquus und des M. crico-arytaenoid. posticus. IV: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. crico-arytaenoid. lateralis.

eines gleichschenkligen Dreiecks (Glottis respiratoria, Fig. 16 I). Soll die Stimmritze zur Stimmbildung verengt werden, so müssen die Gießbeckenknorpel einander bis zur Berührung genähert und die Stimmbänder gespannt werden.

A. Zum Verschluß der Stimmritze dienen:

1. Der Musculus arytaenoideus transversus und obliquus oder interarytaenoideus, der an der Hinterseite beider Stellknorpel inseriert und durch seine Kontraktion den hinteren Teil beider Stellknorpel nach der Medianlinie zu zieht (siehe Fig. 15 u. 16 II u. III).

2. Der Musculus crico-arytaenoideus lateralis beiderseits, der von der Seitenfläche des Ringknorpels nach hinten oben zum Processus muscularis (seitliche Spitze der Grundfläche des Stellknorpels) geht, und dessen Kontraktion den Stellknorpel so um eine

vertikale Achse dreht, daß der Processus vocalis zur Medianlinie rückt.

Sein Antagonist ist der Crico-arytaenoideus posticus, der für sich allein den Processus vocalis nach außen bewegt, dagegen in Gemeinschaft mit dem Lateralis den ganzen Stellknorpel nach außen zieht, wodurch die Stimmritze geöffnet wird.

B. Zum Spannen der Stimmbänder dienen:

1. Der Musculus cricothyreoideus, der den vorderen Teil des Ringknorpels nach oben, den hinteren nach unten und hinten zieht, dadurch die hinteren Insertionspunkte der Stimmbänder von den vorderen entfernt und die Bänder spannt.

2. Der Musculus thyreo-arytaenoideus, der im Stimmband liegt und für sich allein als Antagonist des vorigen wirkt. Kontrahiert er sich mit dem vorigen zusammen, so wird er, mithin auch das Stimmband stärker gespannt. Seine Kontraktion trägt bei zum Verschluß der Stimmritze, indem der leicht nach außen gebogene Rand der Stimmbänder durch seine Kontraktion gerade gestreckt wird.

Innervation: Der Cricothyreoideus wird vom Nervus laryngeus superior, alle anderen vom Laryngeus inferior innerviert.

b) Höhe, Umfang und Klangfarbe der menschlichen Stimme.

Die **Tonhöhe** ist bei Zungenpfeifen abhängig von der Schwingungszahl der Zunge. Letztere aber hängt bei membranösen Zungen ab von ihrer Länge, Spannung und Dicke. Die Tonhöhe der menschlichen Stimme ist daher umso höher, je kleiner die Länge, je größer die Spannung und je geringer die Dicke der schwingenden Teile der Stimmbänder sind.

Die individuellen Verschiedenheiten der Höhe der Stimme beruhen auf Unterschieden in der Länge und Dicke der Stimmbänder. So sind die Stimmbänder beim Manne dicker und länger (18 mm lang) als bei der Frau (12 mm lang), daher hat der Mann eine tiefere Stimme als die Frau.

Kinder zeigen den durch das Geschlecht bedingten Unterschied der Stimme nicht. Der Stimmwechsel erfolgt beim Manne zur Zeit der Pubertät. Kastrierte Männer behalten die Kinderstimme bei.

Ein und dasselbe Individuum bringt verschieden hohe Töne hervor durch:

1. Veränderung der Spannung der Stimmbänder; diese kann bewirkt werden:

a) durch Veränderung des Kontraktionszustandes der spannenden Muskeln;

b) durch Veränderung der Stärke des anblasenden Luftstromes.

Je stärker der anblasende Luftstrom ist, desto mehr kommt nämlich den Stimmbändern eine etwas nach oben vorgebauchte Mittellage zu, die eine größere Spannung bedingt, als wenn die Bänder gerade zwischen den Ansatzpunkten ausgestreckt wären.

Die Stärke des anblasenden Luftstromes entspricht gewöhnlich einem Druck von 13—17 mm Quecksilber.

2. Verschiedene Länge und Breite des schwingenden Teiles der Stimmbänder:

a) Aenderung der Länge des schwingenden Teiles geschieht durch festeres oder loseres Aneinanderpressen der Stellknorpel. Bei losem Verschluß schwingen die Ränder der Stellknorpel mit, bei festem Verschluß schwingen nur die eigentlichen Stimmbänder. Im ersteren Falle ist die schwingende Zunge länger als im zweiten.

b) Infolge von Besonderheiten der Kontraktion des Musculus thyreo-arytaenoideus kann bewirkt werden, daß der innerste schmale Saum der Stimmbänder allein schwingt. Die Kleinheit des schwingenden Teiles bedingt große Höhe der Töne. Es geschieht das bei der sogenannten Fistel- oder Kopfstimme.

3. Veränderung der Dicke der Stimmbänder.

Fasern des Musculus thyreo-arytaenoideus, die vertikal verlaufen, nähern durch ihre Kontraktion die obere und untere Fläche der Stimmbänder einander und verändern so die Dicke der Stimmbänder.

Der **Umfang** der Stimme ist die Gesamtheit der Töne, die ein Individuum hervorbringen kann; er beträgt für gewöhnlich etwa zwei Oktaven. Die Lage der einzelnen Stimmen ist individuell verschieden. Die Töne liegen beim Baß zwischen E und f', beim Tenor zwischen c und c'', beim Alt zwischen f und f'', beim Sopran zwischen e' und c'''.

Die **Klangfarbe** der Stimme ist abhängig von der Zahl und Stärke der Obertöne, die den im Kehlkopf entstehenden Grundton begleiten, ferner von beigemischten Geräuschen.

Bei ein und demselben Individuum unterscheiden wir nach dem Klang der Stimme die Bruststimme von der Kopfstimme.

Bei der Bruststimme findet Resonanz vorwiegend im Thorax statt, sie enthält die tiefen Töne; bei der Kopf- oder Fistelstimme findet Resonanz vorwiegend in den oberen Lufträumen

(Mund, Rachen und Nase) statt, sie enthält die hohen Töne. Die Resonanz hat nur Einfluß auf die Klangfarbe und die Stärke, nicht auf die Höhe der Stimme.

2. **Spraehe.**

Die Sprachlaute sind Exspirationsgeräusche, die in der Mund- oder Nasenhöhle und in der Rachenhöhle entstehen, bald mit, bald ohne Begleitung der Stimme.

Vokale sind Sprachlaute mit begleitender Stimme. Die Töne, die in Rachen- und Mundhöhle entstehend sich zu der Stimme gesellen, und ihr den Vokalcharakter aufprägen, heißen Formanten der Vokale.

Jeder Vokal hat ein oder zwei charakteristische Formanten, die unabhängig von der Höhe der Stimme zu stande kommen. Diese Formanten sind nach Helmholtz: für u: f; für o: b'; für a: b''; für e: f' und b'''; für i: f und d''''. Andere Autoren geben andere Formanten an.

Die Versehiedenheiten der Formanten sind bedingt durch die Verschiedenheit der Gestalt der Mund- und Rachenhöhle. Bei a hat die Mund- und Raehenhöhle die Gestalt eines vorne weit offenen Triehters, bei o und u die einer Flasche mit kurzem Hals, bei e und i die einer Flasche mit langem Hals.

Konsonanten sind Sprachlautc ohne begleitende Stimme; sie werden eingeteilt in:

1. Nasallaute: m, n, ng, entstehen bei verschlossener Mundhöhle, wenn die Luft durch die Nase streicht.

2. Versehlußlaute: b, p, d, t, g, k, entstehen bei Abschluß der Nasenhöhle, wenn in der Mundhöhle ein die Exspiration hemmender Verschluß gebildet oder aufgehoben wird.

3. Reibungslaute: w, v, f, s, l, ch, entstehen, wenn die Luft durch eine verengte Stelle der Mundhöhle streicht.

4. Zitterlaute: r, entstehen, wenn die Mundhöhlenwand an einer verengten Stelle dureh die Exspirationsluft in zitternde Bewegung versetzt wird.

Nach der Stelle der Mundhöhle, wo der Verschluß oder die Verengerung gebildet wird, unterschcidet man noch labiale, dentale und gutturale Konsonanten.

h entsteht, wenn bei Absehluß der Nasenhöhle die Exspirationsluft ungehindert durch den offenen Mund streicht.

Kapitel XVI. Allgemeine Nervenphysiologie.

§ 1. Allgemeines über Bau und Funktion der Nervenelemente.

Das Nervensystem dient zur Leitung der Erregungen von den reizaufnehmenden Sinnesorganen zu den Erfolgsorganen (Muskeln, Drüsen u. a.).

Das Nervensystem ist aufgebaut aus Nervenzellen oder Neuronen, die durch ihre Fortsätze untereinander und mit den Sinnesorganen, sowie den Erfolgsorganen verbunden sind. Man teilt die Fortsätze einer Nervenzelle ein in:

a) Protoplasmafortsätze oder Dendriten, kurze Fortsätze, die sich vielfach teilen und bald an Dicke abnehmen;

b) einen Nervenfaser- oder Achsencylinderfortsatz, auch Axon oder Neurit genannt, der sich von den Protoplasmafortsätzen durch sein hyalines glattrandiges Aussehen unterscheidet; er behält in seinem oft langen Verlaufe gleichmäßige Dicke bei; an seinem Ende teilt er sich in ein feines Astwerk, das sogenannte Endbäumchen. Manche Achsencylinderfortsätze geben Seitenäste, Kollateralen ab, die auch Endverästelungen haben.

Die eigentlich reizleitende Substanz besteht wahrscheinlich aus den feinen Neurofibrillen, die im Achsencylinderfortsatz, vom Neuroplasma umgeben, in einem Bündel zusammenliegen, die auch das Protoplasma der Nervenzellkörper und der Dendriten durchsetzen, und die eine kontinuierliche Verbindung zwischen den Sinnesorganen und Erfolgsorganen herstellen.

Die im Nervenzellkörper gelegenen Leitungsorgane haben andere physiologische Eigenschaften, als die Leitungsorgane in den Nervenfasern. Man teilt dementsprechend die allgemeine Nervenphysiologie ein in:

1. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.
2. Allgemeine Physiologie der Nervenzellkörper.

Neuroglia, Nervenmark und Nervenscheiden sind Schutz- und Stützorgane für die eigentliche Nervensubstanz.

§ 2. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.

1. Die Erregung und Erregungsleitung der Nerven.

Die Nervenfasern dienen dazu, Erregungen von dem einen Endorgan, dem Aufnahmeorgan (Sinneszelle oder Nervenzelle) zu dem anderen Endorgan, dem Erfolgsorgan (Muskel, Drüsenzelle oder andere Nervenzelle) durch sich hindurch zu leiten.

Die Erregung des Nerven erfolgt normal vom Aufnahmeorgan aus, kann aber auch an jeder Stelle des Nerven durch künstliche Reize bewirkt werden.

Die Natur des Erregungsvorganges und der Erregungsleitung ist unbekannt. Die einzige Erscheinung der Erregung, die bisher am erregten Nerven selbst beobachtet ist, ist eine elektrische. In Erregung befindliche Stellen des Nerven verhalten sich elektrisch negativ gegen unerregte. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist nicht bekannt.

Legt man einem Nerven AB (Fig. 17) an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C etwa mit einem Induktionsstrom, so geht kurze Zeit darauf, wenn die Erregung

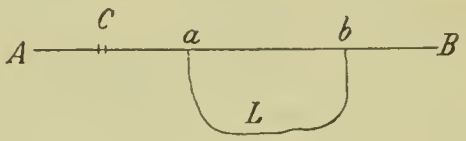


Fig. 17.

bis a geleitet ist, ein elektrischer Strom durch L von b nach a: ist die Erregung in a erloschen und nach b weiter geleitet, so geht der Strom durch L nun von a nach b. Diese Ströme heißen **Aktionsströme.** Sie haben einen so schnellen Verlauf und folgen so schnell aufeinander, daß sie mit gewöhnlichen Galvanometern nicht nachzuweisen sind, sondern nur mit sehr schnell reagierenden elektrometrischen Instrumenten (Kapillarelektrometer) oder mittels besonderer Versuchsanordnungen, bei denen die Wirkung auf eine Magnetnadel verstärkt wird dadurch, daß eine Reihe von gleichsinnig gerichteten, kurz nacheinander durch den Leiterkreis gehenden Aktionsströmen auf die Nadel wirkt (Bernsteins repetierendes Differentialrheotom).

Schneidet man einen Nerven quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt **(Ruhestrom des Nerven).** An der Schnittfläche fängt der Nerv nämlich an abzusterben und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Nerven hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine „**negative Schwankung**" des Ruhestroms ein.

Sonst ist die Nervenerregung nur zu erkennen an dem Erfolg, den die Erregungsübertragung auf das Endorgan hat (Muskelkontraktion bei motorischen, Sinnesempfindung bei sensiblen Nerven).

2. Gesetze der Erregungsleitung.

a) Isolierte Leitung. In einem aus mehreren Fasern bestehenden Nervenstamm geht die Erregung einer Faser nicht auf die anderen über.

b) Die Erregungen werden in Nervenfasern mit gleichbleibender Intensität und Frequenz geleitet.

c) Doppelsinnige Leitung. Ein Nerv, der an einer Stelle von einem künstlichen Reiz getroffen wird, leitet die Erregung nicht nur in der Richtung, in der die Erregungsleitung unter physiologischen Verhältnissen erfolgt, sondern auch in umgekehrter Richtung.

Der zum Musculus gracilis des Frosches tretende Nerv teilt sich gabelförmig in zwei Aeste, von denen der eine die obere, der andere die untere Hälfte des Muskels innerviert. In der Gabelung teilen sich die Achsencylinder der einzelnen Fasern, so daß jeder Achsencylinder sowohl in den oberen als in den unteren Teil des Muskels einen Ast abgibt. Halbiert man den Muskel durch Querschnitt, ohne die Nervengabel zu verletzen, und reizt man dann nur den einen Ast der Gabel, so zucken doch beide Muskelhälften. Die Erregung geht also im gereizten Ast nicht nur centrifugal, sondern auch centripetal und dann in dem anderen Ast wieder centrifugal.

Die elektrischen Phänomene der Erregung breiten sich entsprechend der doppelsinnigen Leitung nach künstlicher Reizung beiderseits vom Reizorte aus.

d) Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Im zimmerwarmen Froschnerven legt die Erregung eine Strecke von 27 m in 1 Sek. zurück, im Warmblüternerven 33 m.

Bei manchen marklosen Nerven ist die Geschwindigkeit der Erregungsleitung aber viel kleiner, z. B. beim Olfactorius des Hechtes nur 20 cm in 1 Sek.

Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven reizt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates zweimal, das erste Mal an einem dem zugehörigen Muskel möglichst nahen Orte, das zweite Mal möglichst weit vom Muskel entfernt, und bestimmt in beiden Fällen die Latenzzeit, d. i. die Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn der Kontraktion. Am besten geschieht das mit der graphischen Registrierung der Kontraktion. Die Latenzzeit ist bei Reizung der entfernten Stelle größer als bei Reizung der dem Muskel nahen Stelle. Der Unterschied der Latenzzeiten ist die Zeit, in der der Reiz die Strecke des Nerven zwischen den zwei Reizorten durchläuft. Man rechnet aus diesen Daten aus, welche Strecke der Reiz in einer Sekunde durchlaufen würde.

Nach ähnlichem Princip sind auch bei lebenden Menschen Versuche angestellt worden.

3. Die erregenden und erregbarkeitändernden Einflüsse.

Die erregenden Einflüsse bewirken in vielen Fällen auch Aenderungen der Erregbarkeit und Leitfähigkeit.

1. Mechanische Einflüsse. Drücken, Schneiden erregen den Nerven, vernichten zugleich aber auch meist die Erregbarkeit und Leitfähigkeit.

2. Thermische Einflüsse. Temperaturen über 45° C. und unter der Gefriertemperatur vernichten die Erregbarkeit und Leitfähigkeit. Innerhalb des Bereiches der unschädlichen Temperaturen

ist die Erregbarkeit und Leitungsgeschwindigkeit umso größer, je höher die Temperatur ist. Erregend wirken nur plötzliche starke Temperaturänderungen, z. B. Berühren des Nerven mit einer glühenden Nadel.

3. Chemische Einflüsse. Diese sind einzuteilen in:

a) solche, die die Erregbarkeit und Leitfähigkeit vernichten, ohne erst zu erregen, z. B. Säuren, Ammoniak:

b) solche, die erst erregen, dann lähmen, z. B. koncentrierte Salzlösungen (besonders Baryumsalze), Glycerin.

Hieher gehören auch die narkotischen Mittel, die dadurch ausgezeichnet sind, daß die von ihnen hervorgerufene Lähmung wieder durch Entfernen des Mittels aufzuheben ist, falls ihre Einwirkung keine übermäßige war. Narkotika sind:

1. Manche Alkaloïde, z. B. Morphium, die wahrscheinlich durch direkte chemische Veränderungen der Nervensubstanz vermöge ihrer basischen Natur lähmend wirken.

2. Stoffe von sehr verschiedenen chemischen Eigenschaften, die aber alle in den Zelllipoïden (Cholesterin und Lecithin) leichter löslich sind. als in Wasser, die deshalb durch Osmose in die Nerven eindringen, sich hier anhäufen und physikalische Zustandsänderungen hervorrufen, welche die Lähmung zur Folge haben. Hieher gehören z. B. Kohlensäure, Alkohol. Aether, Chloroform.

Läßt man auf eine Stelle eines motorischen Nerven Kohlensäuregas einwirken, so wird sie unerregbar gegen elektrischen Reiz, aber nicht leitungsunfähig, denn wenn man oberhalb der betreffenden Stelle reizt. wird die Erregung doch zum Muskel geleitet.

4. Elektrische Einflüsse.

a) Erregung der Nerven durch den elektrischen Strom.

Der elektrische Strom wirkt erregend, nur wenn er in der Längsrichtung, nicht wenn er quer durch die Nervenfasern geht, und zwar erfolgt die Erregung:

bei der Schließung an der Kathode.
bei der Oeffnung an der Anode.

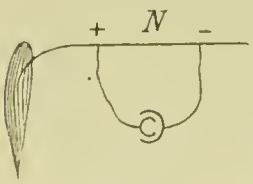


Fig. 18.

Wenn man nämlich durch den Nerven N (Fig. 18) eines Nervmuskelpräparates einen Strom leitet, der bei + eintritt, bei — austritt und nun die Latenzzeit der Schließungs- und Oeffnungszuckung bestimmt (in derselben Weise wie bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit. siehe S. 185), so ergibt sich, daß die Latenzzeit bei Schließung größer ist als bei Oeffnung. Läßt man den Strom in umgekehrter Richtung durch N gehen. so ist nun die Latenzzeit bei Schließung kleiner als bei Oeffnung. Der Unterschied der Latenzzeiten entspricht in beiden Fällen der Zeit, in der die Erregung durch das Nervenstück zwischen den beiden Elektroden geleitet wird. Dadurch ist bewiesen, daß die Erregung bei Schließung an der Kathode, bei Oeffnung an der Anode erfolgt.

Während der Dauer des Stromes erfolgt beim motorischen Nerven in der Regel keine an der Kontraktion des zugehörigen Muskels erkennbare Erregung, selten kommt ein Schließungstetanus und auch nach der Oeffnung ein Oeffnungstetanus vor. Bei sensiblen Nerven ruft der Strom aber, während er fließt, dauernd eine Sinnesempfindung hervor.

Diese Verschiedenheiten sind aber vielleicht nur durch verschiedenes Verhalten der Muskeln und der Nervenzellen gegen die zugeleiteten Erregungen bedingt.

Da also wenigstens bei der Erregung motorischer Nerven die Erregung weniger von der absoluten Stromstärke, als von der Schnelligkeit der Veränderung der Stromstärke abhängt, so erhält man hier keine Erregung, wenn man den Strom nicht plötzlich schließt und öffnet, sondern langsam entstehen und verschwinden läßt (Einschleichen und Ausschleichen des Stromes).

b) Elektrotonus.

Der konstante Strom versetzt während seiner ganzen Dauer den Nerven in einen, Elektrotonus genannten Zustand veränderter Erregbarkeit und Leitfähigkeit. An der Kathode tritt ein Zustand erhöhter Erregbarkeit, Katelektrotonus genannt, auf, an der Anode ein Zustand verminderter Erregbarkeit und Leitfähigkeit, Anelektrotonus genannt.

Die Erregbarkeitsänderungen, die der Strom an einer Elektrode bewirkt, werden untersucht, indem man den Nerven neben der Elektrode mit einem Reiz von gleichbleibender Stärke das eine Mal vor der Einwirkung des konstanten Stromes, das zweite Mal während der Durchleitung reizt und zusieht, ob die erhaltene Erregung das zweite Mal größer oder kleiner ist als das erste Mal.

Gleich nach der Oeffnung des Stromes ist durch kurze Zeit hindurch umgekehrt an der Anode die Erregbarkeit erhöht, an der Kathode die Erregbarkeit und Leitfähigkeit herabgesetzt.

Mit Erregung verknüpft ist das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus. Erregend wirkt demnach die Steigerung der Erregbarkeit.

e) Zuckungsgesetz

α) beim ausgeschnittenen Nerven.

Für den motorischen Nerven besteht folgende, durch Untersuchung an isolierten Nervmuskelpräparaten festzustellende Abhängigkeit der Erregung des Muskels von der Stärke und Richtung des durch den Nerven geleiteten Stromes:

Die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme bewirken nur Schließungszuckung, einerlei wie der Strom gerichtet ist.

Die Oeffnungszuckung bleibt hier nämlich noch aus, weil das Entstehen des Katelektrotonus ein stärkerer Reiz ist, als das Verschwinden des Anelektrotonus.

Ströme von mittlerer Stärke bewirken Schließungs- und Oeffnungszuckung, einerlei wie der Strom gerichtet ist.

Bei mittelstarken Strömen kommt nämlich auch das Verschwinden des Anelektrotonus als Reiz hinzu.

Ein starker Strom bewirkt Schließungszuckung nur, wenn er absteigend, d. h. im Nerven vom Centralorgan gegen den Muskel hin gerichtet ist, Oeffnungszuckung nur, wenn er aufsteigend, d. h. vom Muskel gegen das Centralorgan hin gerichtet ist.

Bei starkem aufsteigendem Strom bleibt nämlich die Schließungszuckung aus, weil die Erregung von der Kathode nicht durch die im starken Anelektrotonus ganz leitungsunfähige Stelle an der Anode geleitet werden kann. Bei starkem absteigendem Strom bleibt die Oeffnungszuckung aus, weil die Erregung von der Anode nicht durch die leitungsunfähige Stelle an der Kathode geleitet werden kann.

β) bei dem in situ gelassenen Nerven.

Zur Untersuchung des Zuckungsgesetzes bei dem in situ gelassenen Nerven wird eine Elektrode auf die Haut über dem Nerven, die andere weit davon entfernt auf einer indifferenten Hautstelle (im Rücken oder im Nacken) aufgesetzt. Erstere Elektrode heißt die differente, letztere die indifferente Elektrode. Die erhaltenen Zuckungen werden nach der differenten Elektrode benannt.

Die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme geben nur Kathodenschließungszuckung.

Mittelstarke Ströme geben außerdem noch Anodenschließungs- und Anodenöffnungszuckung.

Starke Ströme geben schließlich auch noch Kathodenöffnungszuckung.

Die Abweichung dieser Zuckungsformel von der für den ausgeschnittenen Nerven geltenden beruht darauf, daß der Nerv hier nicht nur in einer Richtung durchströmt wird, sondern daß er von Stromschleifen zu beiden Seiten der differenten Elektrode in verschiedener Richtung durchsetzt wird.

Ein Strom, der durch eine Strecke eines markhaltigen Nerven geleitet wird, breitet Stromschleifen im ganzen Nerven aus, auch außerhalb der Strecke zwischen den Elektroden. Wenn man an zwei Stellen außerhalb dieser Strecke die Enden eines Leiterkreises anlegt, geht durch diesen Leiterkreis infolge der Stromverzweigung ein Strom hindurch. Diese Erscheinung hat insofern physiologisches Interesse, als die Stromverzweigung bedingt ist durch eine eigenartige Polarisierbarkeit der lebenden Nervenfasern. Die Stromschleifen lassen sich nicht mehr nachweisen im abgestorbenen Nerven. Man bezeichnet die ganze Erscheinung als physikalischen Elektrotonus im Gegensatz zum physiologischen Elektrotonus (Erregbarkeitsänderung).

Der elektrische Leitungswiderstand der Nerven ist in der Faserrichtung $2^1/_2$ Millionen mal, in querer Richtung $12^1{}_2$ Millionen mal so groß wie der des Quecksilbers.

5. Die Erregbarkeit und Leitfähigkeit hängt außerdem noch von den normalen Lebensbedingungen ab. Nicht nur aus dem Körper ausgeschnittene Nervenfasern verlieren allmählich ihre Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit, sondern auch solche, die in irgend einer Weise (durch Schnitt oder krankhaften Proceß) ihren normalen Zusammenhang mit der Nervenzelle verloren haben. Der Nerv stirbt dann ab, was sich anatomisch durch Schwund des Achsencylinders und Nervenmarks, und Ersatz derselben durch Bindegewebe äußert. Zuweilen folgt auf die Degeneration eine Regeneration der Nervenfasern von dem mit der Zelle des betreffenden Neurons noch zusammenhängenden Stumpf aus.

Eine Veränderung der Erregbarkeit des Nerven durch Ermüdung hat sich bisher noch nicht mit Sicherheit nachweisen lassen.

Ueber die besondere chemische Zusammensetzung der eigentlichen nervösen Substanz der Nervenfasern ist nichts bekannt. Sauerstoffzufuhr ist zur Erhaltung der Erregbarkeit des Nerven notwendig, im übrigen haben sich Stoffwechselvorgänge weder im ruhenden noch im erregten Nerven nachweisen lassen. Jedenfalls ist der Stoffumsatz auch im erregten Nerven ein sehr geringer, da die Nerven nicht nachweislich ermüden und da die Blutzufuhr wegen der Gefäßarmut nur spärlich sein kann.

Für die Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenfasern ist die Anwesenheit von Natriumionen erforderlich.

Die Hüllen der Nervenfasern enthalten Neurokeratin in der Markscheide, sowie Fett, Cholesterin, Lecithin und Protagon im Nervenmark.

4. Der Erfolg der Erregungsleitung.

Die Art des Erfolgs der Erregungsleitung im Erfolgsorgan hängt nicht ab von der Art der Reizung, sondern von der Natur des Erfolgsorgans: z. B. bringt jeder wirksame Reiz beim motorischen Nerven nur Muskelkontraktion, beim sekretorischen Nerven nur Sekretion, bei einem sensiblen Nerven nur Sinnesempfindung hervor und zwar im letzteren Falle nur diejenige Art von Sinnesempfindung, die für die betreffende Sinneszelle specifisch ist.

Die Nervenfasern werden, je nach der Richtung, in der sie normal leiten, eingeteilt:

1. centrifugale (motorische, sekretorische) führen von einer Nervenzelle zu einem peripheren Organ;

2. centripetale (sensible, reflektorisch wirksame) führen von einem Sinnesorgan zu einer Nervenzelle;

3. intercentrale führen von einer Nervenzelle zu einer anderen.

Außer der Funktion, Erregungen zu leiten, kommt den Nervenfasern ein Einfluß auf den Ernährungszustand des Organs, zu dem sie führen, zu. Nach Durchschneiden der Nerven zeigen die zugehörigen Organe Ernährungsstörungen, z. B. sterben die quergestreiften Skelettmuskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven ab.

§ 3. Allgemeine Physiologie des Nervenzellkörpers.

Die nervösen Funktionen des Nervenzellkörpers kommen wahrscheinlich nur den darin befindlichen Neurofibrillen zu, während der Kern und das undifferencierte Protoplasma nur trophische Funktionen haben dürften.

Man hat nämlich noch Erregungsleitung beobachtet durch Nervenzellen, bei denen der kernhaltige Teil entfernt war.

Die trophische Wirkung der Nervenzelle geht daraus hervor, daß von der Zelle abgetrennte Nervenfasern, in manchen Fällen sogar die von ihnen versorgten Organe (Muskeln) absterben und degenerieren.

Die Nervenzelle ist erregbar. Ihre physiologische Erregung kommt in zweierlei Art zu stande:

1. Der Reiz entsteht durch Vorgänge in der Zelle selbst: Automatische Erregung der Zelle. Die Automatie ist entweder tonisch, wenn die Erregung stetig auf die ableitende Nervenfaser übergeht, oder rhythmisch, wenn die Erregung periodisch auf die Faser übergeht.

So wirkt erregend auf die Zellen des Atemcentrums Mangel an Sauerstoff und Anhäufung von Kohlensäure, d. s. Bedingungen, die die Zelle selbst durch ihren Stoffwechsel schafft. Die Automatie des Atemcentrums ist rhythmisch. Auch das Gefäßnervencentrum wird durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung erregt; seine Automatie ist tonisch.

Bei künstlicher Reizung zeigen die Nervenzellen vielfach in hohem Maße das Phänomen der Reizsummation, d. h. sie sind weniger leicht durch einen einmaligen, wenn auch starken Reiz zu erregen, als durch mehrere aufeinanderfolgende schwächere Reize.

2. Der Reiz wird durch eine Nervenfaser der Zelle zugeleitet. Da der Reiz nun von dieser Zelle auf ihren Achsencylinder weitergeleitet wird, so erfolgt Leitung von einer Nervenfaser zur anderen durch die Nervenzelle hindurch. Die Leitung durch die Zelle unterscheidet sich von der Leitung nur durch die Fasern in folgendem:

a) Die Zelle vermag die Reize selbständig zu modificieren und zwar:

α) hinsichtlich der Intensität; sie kann die Reize verstärkt oder geschwächt weiterleiten oder ganz unterdrücken;

β) hinsichtlich der Frequenz der Reizfolge.

Z. B. stehen die Reize, die bei ausgebreiteten Reflexen (siehe S. 196) den Muskeln zugeleitet werden, hinsichtlich ihrer Stärke und Frequenz in gar keiner Beziehung zur Stärke und Frequenz der den Reflex auslösenden Sinnesreize.

b) Die Leitung ist nicht doppelsinnig, sondern geht nur in einer Richtung vor sich.

Im Rückenmark z. B. geht die Leitung durch Zellen bei Reflexen wohl von sensiblen auf motorische Fasern über, aber nie umgekehrt; nach Reizung von motorischen Wurzeln gelingt es nicht, in den sensiblen die für die Erregung charakteristischen elektrischen Erscheinungen nachzuweisen.

c) Die Geschwindigkeit der Leitung durch Zellen ist viel kleiner als die durch Fasern (siehe Reflexzeit S. 197).

Vom physiologischen Standpunkte betrachtet sind die einzelnen Leitungsvorgänge durch Zellen nur verschieden durch die Zahl der von der Erregung durchlaufenen Nervenzellen und durch die Modifikationen der Erregungen in den Zellen. Vom psychologischen Standpunkte betrachtet, sind dagegen die Leitungsvorgänge durch Nervenzellen einzuteilen in:

1. Erregungsleitungen durch Zellen, die ohne Begleitung von Bewußtseinsvorgängen erfolgen. Hieher gehört der **Reflex**, d. i. Uebertragung einer Erregung von einer centripetalen Faser auf eine centrifugale durch das Centrum hindurch, die ohne Bewußtseinsvorgänge erfolgt, ja sogar gegen den Willen geschehen kann.

Die Reflexe teilt man nach dem Effekt in dem Endorgan des centrifugalen Nerven ein in reflektorische Bewegungen, reflektorische Sekretionen, und reflektorische Hemmungen der Tätigkeit des Endorgans.

2. **Psycho-physische Processe**, das sind solche Vorgänge, die von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind. Die Reizübertragung von sensiblen Nervenfasern auf motorische durch das Centralnervensystem hindurch, die willkürlich erfolgt, wird im Gegensatz zum Reflex „gewollte Reaktion" genannt.

Es gibt aber auch Erregungsübertragungen, die zwar von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind, die aber doch unwillkürlich erfolgen, z. B. die Ausdrucksbewegungen der Affekte. Diese bilden ein Zwischenglied zwischen Reflex und gewollter Reaktion.

Die chemischen Processe, die sich in den ruhenden und erregten Nervenzellen abspielen, sind uns noch nicht bekannt. Sie sind sehr viel intensiver, als in den Nervenfasern; dies geht aus der Tatsache hervor, daß nur kurze Hemmung der normalen Blutzufuhr schon schädigend wirkt. Tod des Nervensystems durch Erstickung tritt z. B. bei Warmblütern schon in wenigen Minuten ein.

Die Nervenzellen ermüden auch viel leichter, als die Nervenfasern, und sind empfindlicher gegen die Einwirkung von Giften. — Für die Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenzellkörper ist die Anwesenheit von Natrium- und Calciumionen erforderlich.

Das **Nervenendorgan** der motorischen Nerven in den Muskelfasern steht in physiologischer Hinsicht dem Nervenzellkörper nahe. Es ermüdet nicht bloß leichter als der Nerv, sondern auch als der Muskel; es ist besonders empfindlich gegen manche Gifte (Curare); es leitet die Erregung nur in einer Richtung, nämlich vom Nerv zum Muskel, nicht umgekehrt, und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung ist in demselben klein; die

Uebertragung der Erregung durch das Endorgan erfolgt in einer Zeit von 0.002—0,003 Sek. — Für die Erhaltung der Leitfähigkeit des Endorgans ist die Anwesenheit von Calciumionen erforderlich.

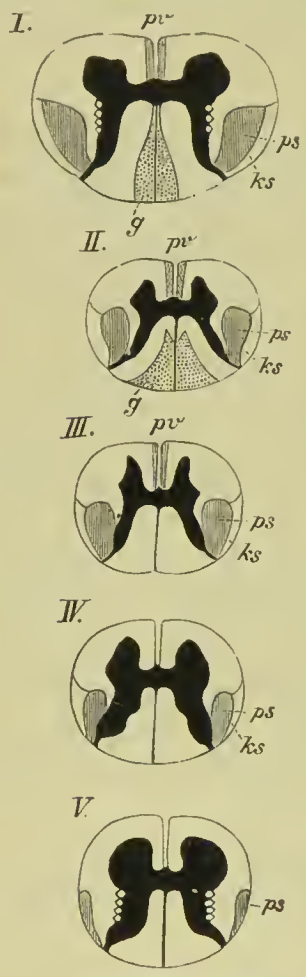


Fig. 19. Querschnitte durch verschiedene Höhen des Rückenmarks. Zur Demonstration der Stränge der weißen Substanz (nach Flechsig).
I: Höhe des 6. Cervikalnerven.
II: „ „ 3. Brustnerven.
III: „ „ 6. „
IV: „ „ 12. „
V: „ „ 4. Lendennerven.
pv: Pyramidenvorderstrangbahn.
ps: Pyramidenseitenstrangbahn.
ks: Kleinhirnseitenstrangbahn.
g: Gollsche Stränge.

Kapitel XVII. Rückenmark.

Anatomische Vorbemerkung.

Der cylinderförmige Strang des Rückenmarks besteht aus einer Säule grauer Substanz, die von einem Mantel weißer Substanz umgeben ist. Auf dem Querschnitt zeigt die graue Substanz die Gestalt eines H.

Durch die graue Substanz wird jede Hälfte der weißen Substanz in drei Stränge geteilt: Vorderstrang, Seitenstrang und Hinterstrang. Zwischen Vorder- und Seitenstrang treten die vorderen Wurzeln der peripheren Nerven aus, zwischen dem Seiten- und Hinterstrang die hinteren. In jedem der drei Stränge lassen sich noch mehrere gesonderte Bündel unterscheiden (vergl. Fig. 19):

1. Im Vorderstrang:
   a) Pyramidenvorderstrang,
   b) Vorderstranggrundbündel.
2. Im Seitenstrang:
   c) Pyramidenseitenstrang,
   d) Kleinhirnseitenstrang, dessen vorderer Teil Gowers'scher Strang heißt.
   e) Seitenstranggrundbündel.
3. Im Hinterstrang:
   f) Gollscher Strang,
   g) Burdachscher Strang oder Keilstrang.

Die weiße Substanz enthält markhaltige Nervenfasern, die graue vorwiegend Nervenzellen.

Die Funktionen des Rückenmarks bestehen in Erregungsleitungen durch Faseru und Zellkörper, die in drei Hauptgruppen einzuteilen sind:

1. Leitung auf motorischen Bahnen aus dem Gehirn durch das Rückenmark in periphere Nerven.

2. Leitung auf sensiblen Bahnen aus den peripheren sensiblen Nerven durch das Rückenmark zum Gehirn.

3. Leitung aus peripheren centripetalen Nerven durch das Rückenmarkgrau zu peripheren motorischen Nerven: Reflexe.

§ 1. Die motorischen Bahnen.

Sie werden gebildet von den Fasern der beiden Pyramidenstränge, den Vorderhornzellen und den vorderen Wurzeln.

Die Pyramidenstränge, die aus dem Gehirn kommen, geben in verschiedenen Höhen Fasern in das Rückenmarkgrau ab; daher nimmt der Querschnitt dieser Stränge nach unten ab. Die Endbäumchen der Pyramidenfasern legen sich an Vorderhornzellen an und zwar die der Pyramidenseitenstränge an Zellen derselben Seite, die der Pyramidenvorderstränge an Zellen der anderen Seite; die Pyramidenvorderstrangfasern kreuzen sich in der vorderen weißen Kommissur kurz vor der Endigung an Zellen.

Aus den Vorderhornzellen gehen die Achsencylinderfortsätze in die vorderen Wurzeln über.

Pathologische Erfahrungen lehren, daß die beschriebenen Bahnen motorische sind. Es gibt Erkrankungen, die ausschließlich in motorischen Lähmungen bestehen und bei denen die Pyramidenstränge und Vorderhornzellen anatomisch nachweisbare Veränderungen erleiden (Schwund des Nervengewebes und Ersatz desselben durch Bindegewebe). Mit diesen Erfahrungen stimmen überein die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Faserverlaufes.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks durch Verletzung oder Erkrankung erhält man sekundäre Degeneration der Pyramidenstränge unterhalb des betroffenen Querschnitts. Da solche Nervenfasern degenerieren, die von ihren Zellen getrennt sind (siehe S. 190), so geht auch hieraus hervor, daß die Ursprungszellen der Pyramidenfasern im Gehirn liegen.

Von den centrifugalen Bahnen im Rückenmark bedürfen noch besonderer Erwähnung die Nerven für die Atem- und Gefäßmuskeln, sowie für die Schweißsekretion (siehe S. 63, 70 und 93). In den hinteren Wurzeln sollen auch einige centrifugale Fasern (Vasodilatatoren und motorische Fasern für Eingeweidemuskeln) das Rückenmark verlassen.

§ 2. Die sensiblen Bahnen.

Es sind Bahnen, die aus den hinteren Wurzelfasern teils direkt, teils durch zwischengeschaltete Zellen hindurch in die Gollschen Stränge, in die Kleinhirnseitenstränge und in Fasern übergehen, die zerstreut im Seitenstranggrundbündel verlaufen.

Die peripheren sensiblen Fasern endigen zunächst in den Zellkörpern der Spinalganglien; von da gehen Fasern durch die hinteren

Wurzeln in das Rückenmark und sondern sich hier hauptsächlich in zwei Gruppen:

1. Fasern, die, den Burdachschen Strang schräg durchsetzend, in den Gollschen Strang gelangen und in diesem nach oben bis in das Gehirn gehen;

2. Fasern, die mit Endbäumchen an Zellen des Rückenmarkgrau endigen. Die Neuriten dieser Zellen gehen:

a) zu den Kleinhirnseitensträngen derselben Seite und in diesen aufwärts zum Kleinhirn. Die Zellen dieser Neuriten liegen in den Clarkeschen Säulen, d. s. Zellanhäufungen an der medialen Seite der Basis der Hinterhörner;

b) durch die graue oder weiße Kommissur auf die andere Seite und verlaufen dort in Fasern des Seitenstranggrundbündels zerstreut oder vielleicht auch im Gowers'schen Bündel aufwärts.

Die Rückenmarksschwindsucht (Tabes dorsalis) ist eine Krankheit mit rein sensiblen Lähmungen, die durch Degeneration der hinteren Wurzeln und der Gollschen Stränge bedingt ist. Daraus geht hervor, daß die Gollschen Stränge sensible Bahnen sind.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks erfolgt sekundäre Degeneration der Fasern der Gollschen und Kleinhirnseitenstrangbahnen oberhalb der betroffenen Stelle, also liegen die Ursprungszellen dieser Fasern unterhalb der Stelle.

Halbseitenläsion. Ist durch eine Verletzung genau eine Seitenhälfte des Rückenmarks quer durchtrennt, so tritt unter der verletzten Stelle motorische Lähmung fast nur auf der Seite der Verletzung, sensible hauptsächlich auf der entgegengesetzten ein. Die verletzten motorischen Strangfasern liegen also im Rückenmark größtenteils auf derselben Seite wie die zugehörigen motorischen peripheren Nerven. Die verletzten sensiblen Strangfasern liegen aber zu einem großen Teile auf der entgegengesetzten Seite wie die zugehörigen peripheren sensiblen Nerven; letzteres ist bedingt durch die unter 2b beschriebene Kreuzung sensibler Fasern im Rückenmarkgrau.

Die hier gegebene kurze Uebersicht über die sensiblen Bahnen stellt zwar die bisher bekannten wesentlichsten Tatsachen im allgemeinen zutreffend dar, die Verhältnisse sind jedoch im einzelnen viel komplicierter, weil die langen Fasern im Rückenmark noch Aeste nach unten und nach der Seite abgeben, die im Grau endigen. So teilt sich jede der hinteren Wurzelfasern, die in die Hinterstränge eintreten, in zwei Längsäste; einen stärkeren aufsteigenden, der mit dem Gollschen Strang schließlich zum verlängerten Mark kommt, und einen schwächeren absteigenden, der nach

kurzem Verlaufe im Grau endigt. Beide Längsäste geben in ihrem Verlaufe Seitenäste, Kollateralen, ab, die auch im Grau endigen. Die Zellen der grauen Substanz, zu denen die Enden des absteigenden Längsastes und der Kollateralen gehen, geben ihrerseits wieder Neuriten ab, die auch wieder unter Abgabe von Kollateralen entweder in lange Bahnen übergehen oder nach kürzerem Verlaufe im Grau endigen. So ergibt sich, daß streng genommen nicht eine so scharfe Trennung zwischen langen sensiblen Bahnen und den nun zu beschreibenden Reflexbahnen zu machen ist, wie sie in der vorliegenden Darstellung der Uebersichtlichkeit halber gemacht wurde.

§ 3. Reflexe des Rückenmarks.

Ueber das Wesen der Reflexe siehe S. 191.

Die Reflexe des Rückenmarks sind hauptsächlich reflektorische Bewegungen.

Die Reflexbahnen.

Man unterscheidet direkte und indirekte Reflexbahnen.

Die direkte und indirekte Reflexbahn wird veranschaulicht durch das Schema in Fig. 20. Hier sind bei a die motorischen Zellen und Wurzeln dargestellt, b ist eine Spinalganglienzelle mit hinterer Wurzel. Die sensible Kollaterale r legt sich direkt an eine motorische Zelle an: direkte Reflexbahn. Die sensible Kollaterale c verbindet sich dagegen erst mit der Zelle d, deren Achsencylinderfortsatz durch die Kollateralen e, e, e mit motorischen Zellen in Verbindung tritt: indirekte Reflexbahn.

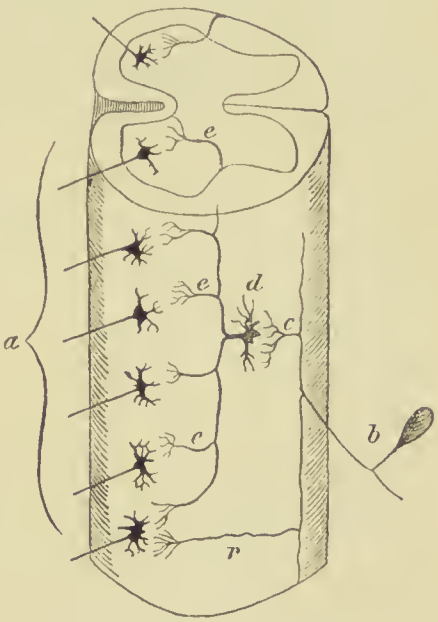


Fig. 20.

Die direkte Reflexbahn unterscheidet sich von der indirekten dadurch, daß erstere in ihrer Bahn nur zwei Zellarten hintereinander eingeschaltet enthält: nämlich die Spinalganglienzelle und die motorische Vorderhornzelle, während bei der indirekten Bahn noch eine oder mehrere andere Zellen des Rückenmarkgrau zwischen jene beiden Zellarten eingeschaltet sind.

Man ersieht, daß besonders bei indirekten Reflexbahnen eine große Mannigfaltigkeit der Verbindungen centripetaler mit motorischen Nerven möglich ist, wie sie auch erfordert wird durch die Mannigfaltigkeit der Ausbreitung der Reflexe.

Die Fasern derjenigen Reflexbahnen, durch welche verschiedene

Höhen des Rückenmarkgrau miteinander verbunden sind, verlaufen hauptsächlich in dem Vorder- und Seitenstranggrundbündel und den Burdachschen Strängen.

Einteilung der Reflexe.

Die Reflexbewegungen, die vom Rückenmark vermittelt werden, sind leicht zu untersuchen an Kalt- und Warmblütern, bei denen eine Mitwirkung des Gehirns dadurch ausgeschlossen wird, daß man das Gehirn vom Rückenmark trennt.

Nach dem Grade der Ausbreitung der Reflexbewegungen unterscheidet man:

1. Die einfachen oder partiellen Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirkes hat die Bewegung nur eines Muskels oder nur einer beschränkten Muskelgruppe zur Folge.

Beispiel: Kniephänomen. Reizt man die sensiblen Nerven der Patellarsehne durch einen Schlag auf die Sehne, so zuckt der Musculus quadriceps femoris infolge reflektorischer Erregung und bewegt dabei den Unterschenkel.

2. Die ausgebreiteten Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirks hat Kontraktion größerer Muskelgruppen oder der ganzen Körpermuskulatur zur Folge. Man unterscheidet:

a) Ausgebreitete geordnete Reflexe: Auf die Reizung erfolgen zweckmäßige Bewegungen, die zur Abwehr des Reizes oder zur Flucht vor demselben dienen.

Betupft man z. B. die Pfote eines enthaupteten Frosches mit einem Tropfen Säure, so wischt der Frosch den Tropfen ab, kneift oder sticht man ihn, so sucht er zu entfliehen. Auch beim schlafenden Menschen sind ähnliche reflektorisch erfolgende Abwehrbewegungen zu beobachten.

Diese Bewegungen sehen wie willkürliche Bewegungen aus: ob sie von Bewußtseinsvorgängen in den Rückenmarkszellen begleitet sind, läßt sich aber nicht entscheiden, weil man über etwaige subjektive Wahrnehmungen in diesen Zellen nichts in Erfahrung bringen kann. Beachtenswert ist indes, daß die Rückenmarkszellen selbständig die zugeleiteten Reize zu zweckmäßiger Muskeltätigkeit verwerten können, in physiologischer Hinsicht also nicht verschieden sind von den Zellen des Großhirns, in denen psycho-physische Processe vor sich gehen.

b) Ausgebreitete ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe:

Nach Reizung eines sensiblen Bezirkes treten unzweckmäßige Kontraktionen größerer Muskelgruppen, ja der ganzen Körpermuskulatur auf.

Beispiel: Zahnkrämpfe der Kinder. Krämpfe bei Strychninvergiftung. Bei Erwachsenen treten Reflexkrämpfe nur selten auf, und zwar nach sehr starker sensibler Reizung (bei intensiven Neuralgien).

Da Reizung einzelner sensibler Fasern Reflexkrämpfe der ganzen Körpermuskulatur hervorrufen kann, so muß eine leitende Verbindung sämtlicher sensibler Fasern mit sämtlichen motorischen vorhanden sein. Die Verbindungen sind in der Norm aber nicht alle in gleicher Weise erregbar, so daß die Erregung nur auf einzelnen Bahnen sich ausbreitet und so die geordneten Reflexe entstehen.

Reflexzeit

ist die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum Beginn der Kontraktion.

Reducierte Reflexzeit heißt die Zeit vom Eintritt der Erregung ins Rückenmark bis zum Austritt aus demselben, sie ist gleich der Reflexzeit vermindert um die Zeit, die auf die Leitung in den peripheren Nerven und das Latenzstadium des Muskels entfällt.

Die Reflexzeit ist um mindestens 0,05 Sek. länger, als sie sein würde, wenn der motorische Nerv die unmittelbare Fortsetzung des gereizten sensiblen wäre.

Einflüsse auf die Reflexe.

Die Reflexerregung ist abhängig von

α) der Stärke des Reizes: Zum Auslösen der Reflexe ist eine gewisse Reizstärke erforderlich. Sehr starke Reize können andererseits die Reflexe hemmen. Die Reflexzeit ist innerhalb gewisser Grenzen umso kürzer, je stärker der sensible Reiz ist.

β) der Reizzahl und -folge. Ein einzelner starker Induktionsstrom vermag Reflexe weniger leicht auszulösen, als mehrere aufeinanderfolgende schwache.

γ) dem Ort der Einwirkung der Reize. Durch Reizung der Hautsinnesapparate lassen sich die Reflexe leichter auflösen als durch direkte Reizung der Nervenstämme.

Die Reflexerregbarkeit ist:

erhöht: bei gewissen Vergiftungen (Strychnin), sowie im Wundstarrkrampf. Sie ist im Kindesalter größer als bei Erwachsenen;

herabgesetzt: bei gewissen Vergiftungen (Chloroform, Morphium, Alkohol).

Hemmung der Reflexe.

1. Durch den Willen kann man manche Reflexe unterdrücken. Es können jedoch reflektorische Bewegungen solcher Muskeln, die nie willkürlich bewegt worden können, auch nicht willkürlich unterdrückt werden (z. B. Gebärakt der Uterusmuskulatur, Pupillenverengerung).

2. Es gibt besondere, unabhängig vom Willen tätige Hemmungsmechanismen für die Reflexe.

Man vermutet, daß die Centren solcher Mechanismen beim Menschen in den Gehirnganglien liegen und daß von ihnen Fasern zum Rückenmarkgrau gehen, die in noch unbekannter Weise auf die Zellen so wirken, daß die Reflexe gehemmt werden. Sind diese Fasern funktionsunfähig, z. B. bei querer Durchtrennung des Rückenmarks, so sind unterhalb der verletzten Stelle die Reflexe gesteigert.

Beim Frosch sind Hemmungscentren für die Reflexe im Mittelhirn (Lobi optici) nachgewiesen, deren Reizung die Reflexe unterdrückt.

3. Der nach Reizung eines sensiblen Nerven gewöhnlich eintretende Reflex kann zuweilen auch gehemmt werden durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven.

Manchmal kann freilich auch das Entstehen eines Reflexes durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven begünstigt werden.

Besondere Reflexcentren im Rückenmark.

Als besondere Centren im Rückenmark für bestimmte Bewegungsmechanismen, die reflektorisch in Tätigkeit versetzt werden, sind noch zu erwähnen:

1. Im unteren Teil des Halsmarks das Pupillenerweiterungscentrum (siehe S. 226),

2. im Lendenmark:

a) Centrum für die Harnentleerung.

Das Centrum für den Sphincter vesicae ist tonisch erregt: bei der Harnentleerung wird der Tonus des Sphincter herabgesetzt und das Centrum des Detrusors erregt. Dieser Vorgang kommt reflektorisch zu stande, indem durch die Füllung der Blase die sensiblen Blasennerven und dadurch reflektorisch der Detrusor erregt, der Sphinctertonus gehemmt wird.

b) Centrum für die Kotentleerung.

Der Tonus des Centrums für die Sphincteren des Anus wird reflektorisch durch Reizung centripetaler Nerven im Mastdarm bei Anfüllung desselben gehemmt und es werden peristaltische Bewegungen des Mastdarms ausgelöst, die im Verein mit der Bauchpresse den Kot austreiben.

c) Centren für die Erektion, Ejakulation und den Geburtsakt (siehe: 3. Teil).

Kapitel XVIII. Gehirn.

§ 1. Leitungsbahnen.

Die physiologische Bedeutung aller Einzelheiten, die die anatomische Forschung betreffs des Faserverlaufes im Gehirn ergeben hat, ist nicht bekannt. Es kann daher genügen, nur die Hauptleitungsbahnen zu beschreiben.

I. Verfolg der Leitungsbahnen aus dem Rückenmark in das Gehirn.

A. Die motorischen Bahnen.

Der Pyramidenseitenstrang tritt beim Uebergang in das verlängerte Mark in der sogenannten Pyramidenkreuzung, das Vorderhorn seiner Seite durchbrechend, in den Vorderstrang der anderen Seite, dort lagert er sich dem hier befindlichen Pyramidenvorderstrang an und von nun an liegen beide zusammen als gemeinsame Pyramidenbahn und lassen sich nach aufwärts verfolgen durch die Brücke, wo sie von Querfasern aus dem Kleinhirn durchquert sind, dann durch die Mitte des Hirnschenkelfußes, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, den Stabkranz bis zur Großhirnrinde.

Auf dem Wege vom Großhirn bis zur Pyramidenkreuzung geben die gemeinsamen Pyramidenbahnen Fasern ab für die Ursprungszellen der motorischen Fasern der Gehirnnerven. Die von beiden Seiten kommenden Pyramidenfasern kreuzen sich jedesmal kurz vor dem Eintritt in die Nervenkerne, zu denen sie hinziehen.

B. Die sensiblen Bahnen.

1. Der Gollsche Strang, im verlängerten Mark auch zarter Strang genannt, endigt zunächst in Zellen des Kerns des zarten Strangs, von da dringen Fasern durch die graue Substanz nach vorne und kreuzen sich über und hinter der Pyramidenkreuzung mit denen der anderen Seite — diese Kreuzung heißt Schleifenkreuzung. Nach der Kreuzung liegen die Fasern dorsal von den Pyramidensträngen; es legen sich an sie wahrscheinlich die im Rückenmark schon gekreuzten sensiblen Fasern an, die in den Seitensträngen nach oben verlaufen. Die so entstandenen gemeinsamen sensiblen Bahnen, Schleife genannt, lassen sich nun nach oben verfolgen durch die Brücke und die Haube des Hirnschenkels; von da geht ein Teil der Fasern in die Vierhügelganglien, der andere Teil durchsetzt die ventro-lateralen Kerne des Thalamus

optieus und zieht durch den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, immer hinter den Pyramidenbahnen, durch den Stabkranz zur Großhirnrinde.

Unterwegs nimmt die Schleife Fasern auf, die von den Zellenanhäufungen kommen, in denen die sensiblen Gehirnnerven nach ihrem Eintritt ins Gehirn endigen; diese Fasern kreuzen sich vor ihrem Eintritt in die Sehleife.

In der Verlängerung der grauen Substanz nach oben, die infolge ihrer Verlagerung den Boden des vierten Ventrikels, weiter oben den Aquaeductus Sylvii bildet, liegen die Ursprungskerne der motorischen und sensiblen Gehirnnerven, die den Rückenmarksnerven analog sich verhalten, mit Ausnahme des Opticus und Olfactorius. Der Opticus entspringt aus Ganglienhaufen der vorderen Vierhügel und der lateralen Kniehöcker. Der Olfactorius geht direkt aus dem Großhirn hervor.

2. Die Kleinhirnseitenstrangbahnen gehen dureh die Corpora restiformia zum Kleinhirn, in dessen grauer Substanz sie enden. Außer der Verbindung des Kleinhirns mit dem Rüekenmark gibt es noeh Faserzüge, die das Kleinhirn mit dem Großhirn verbinden, nämlich

a) Fasern, die aus den vorderen und hinteren Teilen der Großhirnrinde durch den vorderen und hinteren Sehenkel der inneren Kapsel und den Hirnschenkelfuß zu Kernen der Brüeke und von da naeh hinten zum Kleinhirn verlaufen (Brüekenarme des Kleinhirns, frontale, sowie temporale und oeeipitale Großhirnrinden-Brüekenbahnen).

b) Fasern, die vom Großhirn mit der Sehleife durch den Thalamus optieus in den roten Kern der Hirnsehenkelhaube, von da auf die andere Seite und dureh die Peduneuli eerebelli ad cerebrum ins Kleinhirn ziehen.

C. Die kurzen Bahnen des Rüekenmarks, die als Reflexbahnen zu deuten sind und in den Vorder- und Seitenstranggrundbündeln und dem Keilstrang verlaufen, sind als gesonderte Bahnen beim Uebergang ins Gehirn nieht mehr zu verfolgen. Indessen ist es zweifellos, daß es auch im Gehirn zahlreiche derartige Bahnen, welehe die Nervenkerne verbinden und als Reflexbahnen dienen, geben muß, weil auch im Gehirn sieh zahlreiche Reflexe abspielen.

II. Im Großhirn findet sieh noeh eine große Zahl von Fasern, die die verschiedenen Teile des Großhirns untereinander verbinden. Es sind das:

1. Stabkranzfasern zu den großen Ganglien an der Basis (Thalamus optieus, Linsenkern, Streifenhügel).

2. Die Associationsfasern, durch welche verschiedene Stellen der Großhirnrinde, die auf einer und derselben Seite liegen, miteinander verbunden sind.

3. Die Kommissurenfasern, durch welche die rechte und die linke Hälfte der Großhirnrinde miteinander verbunden werden; sie gehen durch den Balken und die vordere Kommissur.

Die Associations- und Kommissurenfasern sind die Leitungsbahnen für psychophysische Processe, die den psychischen Vorgängen (Verarbeitung der Sinnesempfindungen zu Vorstellungen etc.) zu Grunde liegen.

§ 2. Centren des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark ist der Teil des Centralnervensystems, der für die Erhaltung des Lebens von besonderer Bedeutung ist. Es enthält nämlich Centren zur Regulation gewisser Vorgänge, die die Erhaltung des normalen Stoffwechsels bezwecken (Centren für die Atmung, den Blutkreislauf und die Bewegungen und Sekretionen im Verdauungskanal). Die hervorragende Bedeutung dieser Centren für das Leben geht schon daraus hervor, daß Zerstörung des verlängerten Marks sofort den Tod zur Folge hat, während Verletzungen anderer Centren des Centralnervensystems nicht direkt lebensgefährlich sind. Die Centren des verlängerten Marks sind schon in der Lehre vom Stoffwechsel erwähnt worden; auch ihre Eigenschaften wurden dort ausführlich beschrieben, so daß es hier genügt, sie noch einmal kurz im Zusammenhang aufzuzählen.

1. **Das Atemcentrum** (siehe S. 70). Von ihm aus werden diejenigen Muskeln in geordneter Weise in Erregung versetzt, die abwechselnd die Inspiration und Exspiration bewirken (Zwerchfell und Intercostales externi für die Inspiration, Intercostales interni für die Exspiration). Seine Erregungsgröße ist abhängig von dem Atembedürfnis des Körpers, weil Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute als normale Atemreize wirken. Reflektorisch wird der Atemrhythmus reguliert durch centripetale, aus den Lungen zum Centrum leitende Vagusfasern, von denen die inspiratorisch wirksamen Fasern bei starker Exspiration, die exspiratorisch wirksamen bei der Inspiration gereizt werden.

2. **Die Centren für die Kreislauforgane** (siehe S. 62) und zwar:
a) das Centrum der herzhemmenden Vagusfasern;

b) das Centrum der aus dem Halssympathicus und dem ersten Brustganglion zum Herzen führenden Herzbeschleunigungsfasern:

c) das Centrum für die gefäßverengernden Nerven:

d) das Centrum für die gefäßerweiternden Nerven.

Diese Centren haben die Aufgabe, durch Veränderung der Schlagzahl und Schlagstärke des Herzens, sowie durch Veränderung des Gefäßmuskeltonus die Gesamtstärke des Blutstromes und die Blutverteilung im Körper den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen.

Die Centren der Herzhemmungsfasern und der Vasokonstriktoren sind tonisch innerviert. Sie werden erregt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Diese Erregung scheint den Zweck zu haben, bei Erstickungsgefahr das Herz durch geringere Tätigkeit vor zu schneller Erschöpfung zu schützen und die durch die verminderte Herztätigkeit bedingte Herabsetzung des Blutdrucks zu kompensieren durch Verstärken des Gefäßmuskeltonus.

Auch das Herzbeschleunigungscentrum soll tonisch innerviert sein.

Im übrigen vermitteln die Centren der Kreislauforgane mannigfache Reflexe, was bei ihrer Aufgabe, die Blutverteilung dem jeweiligen Bedürfnisse anzupassen, begreiflich ist.

3. **Centren für gewisse Bewegungsvorgänge und Sekretionen des Verdauungskanals** (siehe Kap. VII und IX) und zwar:

a) Centren für Beißen, Saugen, Kauen, Schlucken, Erbrechen, vielleicht auch für die Magen- und Darmbewegungen. Von diesen Centren werden die des Beißens, Saugens und Kauens willkürlich vom Großhirn aus in Erregung versetzt: die anderen unterliegen nicht dem Willen. Das Schlucken erfolgt reflektorisch, wenn der Bissen von der Zunge hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben ist. Das Centrum für den Brechakt wird nicht nur reflektorisch, sondern auch durch psychische Einflüsse (Anblick ekelerregender Dinge) erregt.

b) Centren für die Speichelsekretion, vielleicht auch für die Magen-, Darm- und Pankreassekretionen.

Die Erregung dieser Centren erfolgt unwillkürlich und zwar hauptsächlich reflektorisch (durch Einführen der Speisen in den Verdauungskanal), zuweilen auch durch psychische Einflüsse (Anblick schmackhafter Speisen erregt Speichel- und Magensekretion).

4. **Centren für die Schweiss- und Tränensekretion** (siehe S. 93 u. 94).

Auch diese Centren werden nicht willkürlich erregt. Das Schweißcentrum wird direkt erregt durch Temperaturerhöhung (Hitze).

sowie durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute (Erstickung). Seine Erregung ist auch abhängig von psychischen Einflüssen (Angstschweiß).

Die Erregung des Tränensekretionscentrums erfolgt reflektorisch (durch Reizung der Konjunktivalnerven, starke Belichtung des Auges) und durch psychische Einflüsse (Weinen).

5. In der Medulla oblongata findet sich eine Stelle, die zur Glykogen- und Zuckerbildung in der Leber (siehe S. 135) in Beziehung steht; ihre Verletzung (Zuckerstich, Piqûre) hat Diabetes mellitus zur Folge.

6. In der Medulla oblongata soll sich noch ein Centrum befinden, das den Reflexcentren des Rückenmarks übergeordnet ist und diese miteinander verbindet. Das Centrum soll durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute gereizt werden, wodurch Krämpfe der ganzen Körpermuskulatur, Erstickungskrämpfe entstehen (daher ist das Centrum auch Krampfcentrum genannt worden).

§ 3. Centren im Kleinhirn, der Brücke, den Vierhügeln und den Basalganglien[1]) des Grosshirns.

Die hier gelegenen Centren vermitteln, soweit ihre Funktion bisher erkannt ist, die geordneten Bewegungen der Skelett- und der Augenmuskulatur. Sie lassen sich einteilen in zwei Gruppen:

1. Centren für koordinierte und kompensatorische Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts.

Diese Centren vermitteln eine Reihe von komplicierten geordneten Bewegungen, die den Zweck haben, bei den verschiedensten Verrichtungen die Bewegungen der Muskeln zu regeln und den Körper im Gleichgewicht zu erhalten. Wenn z. B. beim Stehen oder Gehen das Gleichgewicht des Körpers gestört ist, so daß er umzufallen droht, so bewirken diese Centren derartige kompensatorische Bewegungen der Körpermuskulatur, daß dadurch das Gleichgewicht und die normale Haltung wieder hergestellt wird. Bei groben Gleichgewichtsstörungen ist das ohne weiteres zu beobachten, aber auch bei geringeren Abweichungen von der normalen Haltung erfolgen diese kompensatorischen Bewegungen, hier in weniger auffallender Weise und so unbewußt, daß man erst durch die Ausfall-

[1]) Die Basalganglien sind der Thalamus opticus, der Streifenhügel und der Linsenkern.

erscheinungen bei gewissen Erkrankungen darauf aufmerksam geworden ist. Die centripetalen Nerven, die den Centren Aufschluß über die Stellung des Körpers geben, sind:

a) solche sensible Nerven des ganzen Körpers, die in den Muskeln, Sehnen und Gelenken endigen und über die Stellung der einzelnen Glieder zueinander und über den Grad der Muskelspannung Aufschluß geben;

b) der Sehnerv, der durch Vermittlung von Gesichtswahrnehmungen die Centren über die Lage des Körpers zu den Gegenständen der Außenwelt orientiert;

c) gewisse Fasern des Acusticus, die in den Otolithenorganen und Bogengängen des inneren Ohres endigen. Diese sind ein Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Stellungen und Bewegungen des Kopfes.

An der Ausführung der kompensatorischen Bewegungen ist fast die ganze Körpermuskulatur beteiligt.

Was den Sitz der Centren anlangt, so sollen die koordinierten Bewegungen der unteren Extremitäten, die vorwiegend beim Stehen und den Ortsbewegungen in Betracht kommen, durch das Kleinhirn vermittelt werden; dagegen sollen durch Centren in den Vierhügeln auch die Bewegungen der Arme und der Hände geregelt werden.

Ueber Sitz und Abgrenzung der Centren im einzelnen ist noch nichts Sicheres auszusagen, was begreiflich ist, wenn man bedenkt, daß diese Centren eine Verbindung des weitaus größten Teiles aller sensiblen Nerven mit sämtlichen motorischen darstellen.

Die durch diese Centren vermittelten Bewegungen gehören also in die Kategorie der geordneten Reflexe (siehe S. 196). Bemerkenswert ist, daß diese geordneten Reflexe nicht angeboren sind, sondern erst nach der Geburt durch Gewöhnung aus ursprünglich willkürlichen Bewegungen entstehen. Das neugeborene Kind zeigt diese Bewegungen noch nicht. Andere geordnete Reflexe sind angeboren, z. B. Schlucken, Niesen, Husten.

Finden infolge von krankhaften Veränderungen und Verletzungen Unterbrechungen in den zu- und ableitenden Bahnen für diese Centren oder in den Centren selbst statt, so ist eine Störung der koordinierten Bewegungen des Körpers die Folge. Deshalb werden z. B. bei Rückenmarkschwindsucht, bei der die sensiblen Nerven der unteren Extremitäten gelähmt sind, unzweckmäßige Bewegungen beim Gehen ausgeführt. Man nennt das Ataxie. Der Rückenmarkschwindsüchtige kann sich auch nicht mehr aufrecht stehend erhalten, wenn er durch Schluß der Augen sich die einzige noch übrige Möglichkeit nimmt, um sich über seine Stellung zu orientieren.

Ferner kommt es vor, daß jene Centren und ihre Bahnen nur einseitig durch krankhafte Prozesse gelähmt oder krankhaft gereizt werden. Die Folge davon ist, daß die Erregungen, die den in Tätigkeit zu versetzenden Muskeln unbewußt zugeleitet werden, auf beiden Seiten ungleich stark sind. Daraus resultieren abnorme Haltungen und Bewegungen des

Körpers, die von den normalen Haltungen und Bewegungen abweichen; sie heißen Zwangslagen und Zwangsbewegungen, weil sie unwillkürlich, ja gegen den Willen hervorgebracht werden. Zwangsbewegungen bei Tieren sind z. B. Reitbahnbewegung, Uhrzeigerbewegung und Rollbewegungen. Bei normalen Individuen lassen sich auch Zwangsbewegungen beobachten, wenn sie in „Drehschwindel" versetzt werden.

2. Centren für die Augenbewegungen.

Die Centren für die Augenbewegungen liegen alle in den Augenmuskelkernen in der grauen Substanz am Boden des Aquaeductus Sylvii und des vierten Ventrikels (ausgenommen das Centrum für den Lidschluß, siehe unten).

a) Die Centren für die koordinierten Bewegungen beider Augen. Ueber die Funktion der einzelnen Innervationscentren siehe S. 239. Reflexe, die von diesen Centren vermittelt werden, sind

1. vom Opticus ausgelöste unwillkürliche Augenbewegungen, mit denen man den Blick auf leuchtende Gegenstände richtet oder bewegten Gegenständen mit dem Blicke folgt;

2. Reflexe, die ausgelöst werden von dem Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen (Bogengänge des Ohres, centripetaler Nerv ist der Acusticus). Hieher gehören die kompensatorischen Augenbewegungen, die unwillkürlich bei Bewegungen des Kopfes ausgeführt werden, um den Blick auf fixierte Gegenstände gerichtet zu halten.

Zwangsbewegungen der Augen, die bei Erkrankungen dieser Centren und ihrer Bahnen auftreten können, heißen Nystagmus.

b) Centrum für die Pupillenverengerung, die reflektorisch nach Lichteinfall in die Augen erfolgt (siehe S. 226).

c) Centrum für die gemeinschaftliche Innervation der Akkomodations-, Konvergenz- und Pupillenverengerungsmuskeln. Dieses wird erregt bei dem Sehen in die Nähe.

d) Centrum des Lidschlusses. Dieses wird willkürlich erregt oder reflektorisch. Reflektorische Erregung erfolgt bei Berührung der Cornea oder Conjunctiva (centripetaler Nerv: erster Ast des Trigeminus) oder durch Opticusreizung (Blinzeln). Der centrifugale Nerv ist der Facialis, der den Orbicularis palpebrarum innerviert. Das Centrum sitzt in der Medulla oblongata.

Centren für die Wärmeregulation. An der Grenze zwischen Medulla oblongata und Brücke und im Streifenhügel sollen Centren liegen, die die Wärmeregulation (siehe S. 153) vermitteln. Die Angaben hierüber sind aber noch unsicher.

Ueber die Funktion der Zirbeldrüse ist nichts bekannt. Sie wird als ein rudimentäres Auge angesehen.

§ 4. Funktionen der Grosshirnrinde.

In den Zellen der Großhirnrinde spielen sich die psychophysischen Processe ab. Die Großhirnrinde ist der Sitz der Intelligenz. Menschen, deren Großhirnrinde durch Krankheit zerstört ist, oder Tiere, denen das Großhirn exstirpiert ist, sind blödsinnig, sie verhalten sich der Außenwelt gegenüber teilnahmlos, weichen keiner Gefahr aus, suchen nicht selbständig ihre Nahrung auf, sondern zeigen nur noch jene zweckmäßigen Reflexbewegungen, die von den niederen Centren des Gehirns und Rückenmarks vermittelt werden.

In der Tierreihe ist das Großhirn umso stärker entwickelt, die Windungen sind umso zahlreicher, je größer die Intelligenz ist.

Die Frage, ob die verschiedenen psychischen Vorgänge (Empfinden, Denken, Wollen) in verschiedenen Bezirken der Großhirnrinde lokalisiert sind, oder ob alle Rindenbezirke in gleicher Weise den psychischen Funktionen dienen, wird gegenwärtig von verschiedenen Autoren noch verschieden beantwortet.

An höheren Tieren (besonders Affen und Hunden) hat man die Funktionen der einzelnen Rindenbezirke experimentell festzustellen gesucht in zweierlei Weise: entweder durch Beobachtung der Erscheinungen bei lokalisierter Reizung einzelner Rindenbezirke oder durch Studium der Ausfallerscheinungen nach Exstirpation solcher Bezirke.

Die Methode der lokalisierten elektrischen Reizung hat ergeben, daß auf der Großhirnrinde der Tiere eine Zahl bestimmter Felder aufzufinden ist, deren Reizung immer Kontraktion je einer bestimmten Muskelgruppe und zwar meist nur auf der entgegengesetzten Körperseite, zur Folge hat. Diese Felder, motorische Rindenfelder genannt, liegen im allgemeinen in den Centralwindungen.

Bemerkenswert ist, daß nach Hirnrindenreizung unter Umständen gleichzeitig mit der Kontraktion einer Muskelgruppe Erschlaffung der zugehörigen Antagonisten eintritt.

Partielle Exstirpationen haben oft Ausfallerscheinungen zur Folge, die freilich meist nicht bleiben, sondern nach einiger Zeit wieder zurückgehen.

Die Ergebnisse der Reiz- und Exstirpationsversuche sind verschieden gedeutet worden.

Den Reizeffekt führen die Anhänger der Lokalisationstheorie auf die

Reizung der Centren für die willkürlicheu Bewegungen zurück; die Gegner der Lokalisatioustheorie behaupten, daß bei der Reizung nicht die eigentlichen Centren erregt worden seien, sondern Nervenfaseru, die durch den Reizort verlaufen. Freilich darf es gegenwärtig als sicher angesehen werden, daß der Angriffspunkt des Reizes in der Rinde selbst, nicht in den unter der Rinde gelegenen Nervenfasern liegt, weil

1. nach Entfernen der Rinde zur Reizung der weißen Substanz ein stärkerer Reiz notwendig ist, als bei Rindenreizung,

2. weil die Rindenreizung bei Vergiftung mit Chloral und mit Cocaïn unwirksam wird, nicht aber die Reizung der weißen Substanz,

3. weil die Latenzzeit bei Rindenreizung größer ist, als bei Reizung der weißen Substanz.

Die Ausfallerscheinungen nach Exstirpation und die darauf folgende Restitution der Funktioneu beruhen nach Ansicht der Anhänger der Lokalisationstheorie darauf, daß das Centrum, in dem die betreffende Funktion lokalisiert ist, entfernt wurde, und daß die Funktionen dieses Centrums später allmählich von anderen Centren übernommen werden. Die Gegner der Lokalisationstheorie sehen in der Wiederherstellung der Funktionen nach partieller Exstirpation eine Stütze ihrer Ansicht, daß die psychischen Funktionen nicht streng lokalisiert siud; die anfänglichen Ausfallerscheinungen deuten sie als Hemmungserscheinungen, die durch die mit der Verletzung einhergehende Reizung bewirkt sein sollen.

Wenn demnach auch die Anschauungen über die Lokalisation der Funktionen in der Großhirnrinde der Tiere noch nicht ganz übereinstimmen, so liegen doch viele Beobachtungen vor, die es unzweifelhaft erscheinen lassen, daß eine Lokalisation der psychischen Funktionen im Großhirn des Menschen bis zu einem gewissen Grade besteht.

Die Lehre von der physiologischen Topographie der Großhirnrinde des Menschen ist gegründet

1. auf auatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Verlauf der Fasern, durch die die Großhirnrindenbezirke untereinander, sowie mit anderen Teilen des Centralnervensystems verbunden siud;

2. auf klinische Beobachtungen im Verein mit deu Ergebnissen der pathologisch-anatomischen Forschung.

Topographie der Grosshirnrinde des Menschen.

Die Großhirnrindenbezirke des Menschen sind einzuteilen in:

I. **Sinnessphären,** d. s. die Centren, in denen die bewußten Sinnesempfindungen zu stande kommen. Man kennt vier solcher Bezirke, nämlich:

1. **Die Körperfühlsphäre.** Sie liegt im Gyrus centralis anterior und posterior, den hinteren Teilen der Stirnwindungen, dem Lobus paracentralis und Gyrus fornicatus (vergl. die Fig. 21—24). Ihre centripetalen Stabkranzfasern sind die indirekten Fortsetzungen der

hinteren Wurzeln (Schleife und vordere Kleinhirnstiele), die durch die ventrolateralen Kerne des Thalamus opticus und von da in den Stabkranz gehen. In der Körperfühlsphäre kommen die Hautsinnes- und Organempfindungen zu stande.

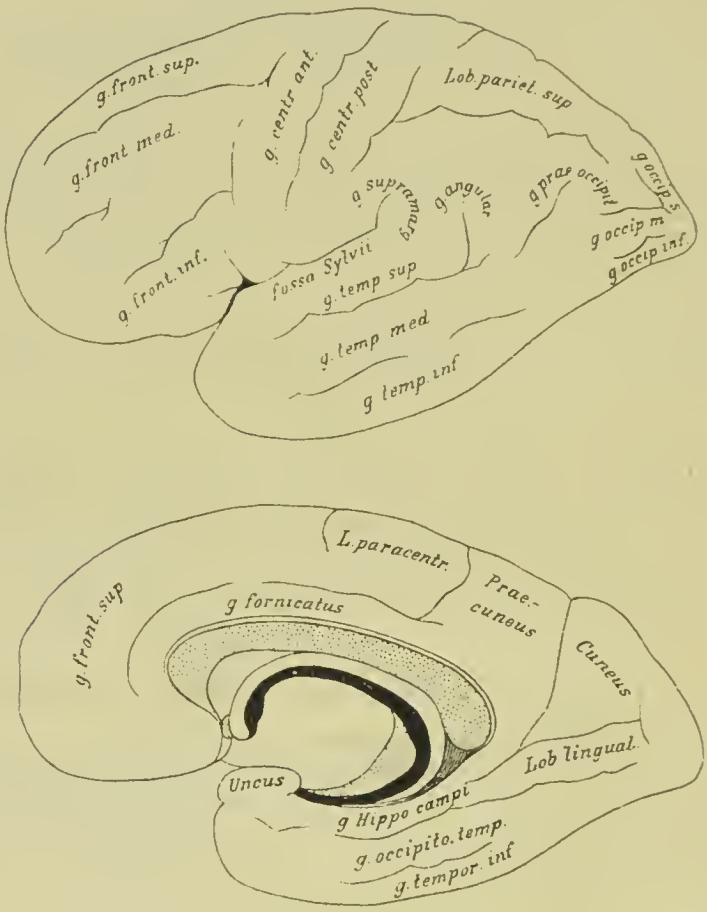


Fig. 21 und 22. Windungen der Großhirnrinde.

Die Möglichkeit ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß einige der unbestimmten Organempfindungen in den niederen Centren des Gehirns zu stande kommen.

2. **Die Hörsphäre** liegt in der Mitte und im hinteren Teile der oberen Schläfenwindung und in beiden Querwindungen des Schläfenlappens. Ihre centripetalen Stabkranzfasern sind die indirekten Fortsetzungen des Nervus cochlearis (durch die laterale Schleife und den inneren Kniehöcker zum Stabkranz). Der Nervus vesti-

bularis ist nicht mit der Hörsphäre, sondern mit der Körperfühlsphäre verbunden.

3. **Die Sehsphäre** liegt im Cuneus, Lobus lingualis und Occipitalpol. Ihre centripetalen Stabkranzfasern liegen in der Gratiolet-

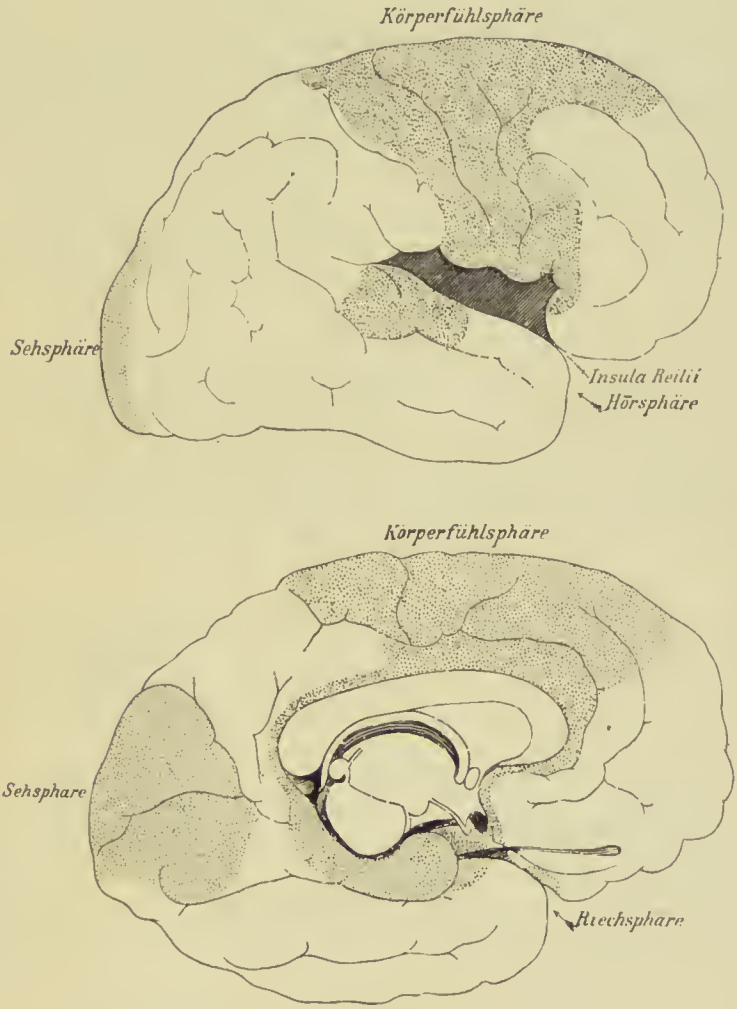


Fig. 23 und 24. Sinnessphären der Großhirnrinde.
Die Sinnessphären sind punktiert. In Fig. 23 ist, um die Ausdehnung der Hörsphäre zu veranschaulichen, der Schläfenlappen etwas nach unten gezogen, so daß die Insel (dunkel schraffiert) zu sehen ist.

schen Strahlung (Fortsetzung des Tractus opticus durch den äußeren Kniehöcker in den Stabkranz).

4. **Die Riechsphäre** liegt in der Basis der Rinde des Stirnlappens, im basalen Teil des Gyrus fornicatus, dem Uncus und dem inneren Pol des Schläfenlappens.

Die Lage der Schmecksphäre ist noch nicht bekannt.

II. **Motorische Sphären,** d. s. Centren, von denen aus die willkürlichen Bewegungen ausgelöst werden. Sie liegen ungefähr in demselben Rindenbezirke, wie die Körperfühlsphäre. Ihre centrifugalen Stabkranzfasern sind die Pyramidenbahnen, deren Ursprung in den Centralwindungen liegt. In den oberen Teilen dieser Windungen entspringen die motorischen Fasern für die unteren Extremitäten, in den mittleren die für die oberen Extremitäten, in den unteren die für den Facialis. In dem hinteren Teil der unteren Stirnwindung, und zwar in der Regel in der linken Großhirnhemisphäre, liegen die motorischen Centren der Muskeln für die Sprachbildung (motorisches Sprachcentrum).

Die Impulse, die zu den willkürlichen Bewegungen führen, entstehen nicht erst in den motorischen Bezirken, sondern sie werden dahin von anderen Stellen zugeleitet. Isoliert man die motorischen Bezirke durch einen Schnitt an ihrer Grenze von der übrigen Rinde, so treten dieselben Bewegungsstörungen, wie nach Exstirpation der motorischen Bezirke, auf.

Auch in anderen Sinnessphären liegen noch motorische Centren, z. B. in dem Occipitallappen Centren für konjugierte Augenbewegungen und für die Irismuskeln, im Schläfenlappen für Bewegungen der Ohren.

III. Die Bezirke der Großhirnrinde, welche nicht zu den sensiblen oder motorischen Sphären gehören, sollen **Associationscentren** sein, d. h. Centren, die der Association der Sinnesempfindungen zu Vorstellungen dienen. Dies wird jedoch von vielen bestritten.

Anatomisch sollen sich die Associationscentren von den anderen Centren durch folgendes unterscheiden: Erstere sollen hauptsächlich durch Associations- und Kommissurenfasern untereinander und mit den Sinnessphären verknüpft sein, aber verhältnismäßig wenige Stabkranzfasern, die die Verbindung mit niederen Gehirnteilen herstellen, enthalten. Zu den sensiblen und motorischen Sphären soll dagegen der größte Teil der Stabkranzfasern führen. Auch sollen die einzelnen Sinnessphären durch Associationsfasern nicht untereinander, sondern nur mit Associationscentren verknüpft sein.

Ueber die Natur der den psychischen Vorgängen zu Grunde liegenden psycho-physischen Processe ist noch nichts bekannt. Die Erforschung dieser Processe hat bisher nur einige Daten über den zeitlichen Verlauf derselben geliefert.

Reaktionszeit ist die Zeit, die vergeht vom Beginn der Einwirkung eines Sinnesreizes bis zu einer möglichst schnell darauf

folgenden beabsichtigten Muskelbewegung (z. B. einer Fingerbewegung, deren Beginn zeitlich registriert wird).

Die Größe der Reaktionszeit beträgt z. B.

für	optischen	Reiz	0,15—0,22 Sek.
„	akustischen	„	0,12—0,18 „
„	Tastreiz		0,09—0,19 „

Die Reaktionszeit ist bei Reizung von solchen sensiblen Bezirken, die große Uebung haben, z. B. Netzhautmitte, Fingerkuppe, kleiner als bei Reizung ungeübter Bezirke (Netzhautperipherie, Haut des Arms). Sie hängt ferner ab von dem Grade der Aufmerksamkeit und der Einübung, sowie von der psychischen Stimmung. Darauf beruhen wohl auch individuelle Verschiedenheiten. In der Astronomie, wo Zeitregistrierungen vorgenommen werden dadurch, daß die registrierende Person den Durchtritt eines Sternes durch das Fadenkreuz des Fernrohrs markiert, werden die individuellen Verschiedenheiten der Reaktionszeit als „persönliche Gleichung" in Rechnung gesetzt.

Je komplicierter die psychischen Processe sind, die zwischen Reizeinwirkung und Reaktion erfolgen, je größer die zur Reaktion nötigen Ueberlegungen sind, desto größer ist die Zeit vom Beginn der Sinnesreizung bis zur Reaktion.

Die Erörterung der psychischen Erscheinungen selbst (Empfinden, Denken, Wollen, Aufmerksamkeit, Gedächtnis u. s. f.) ist Aufgabe der Psychologie.

Die Unterbrechung der psychischen Funktionen durch den **Schlaf** ist zurückzuführen auf Ruhe der Nervenzellen der Großhirnrinde. Wie diese Ruhe zu stande kommt, ist noch nicht erklärt. Die Annahme, daß der Nachlaß der Tätigkeit der Zellen auf Ermüdung oder auf Blutleere der Hirngefäße beruhe, erklärt nicht alle Erscheinungen des Schlafes. Der Schlaf hängt auch ab von Sinneserregungen. Man kann einen Menschen in Schlaf versetzen, wenn man die Sinnesreize möglichst vom Körper fern hält. Gewohnte Sinneseindrücke stören nicht im Schlaf, wohl aber ungewohnte; ja unter Umständen wirkt sogar das Aufhören gewohnter Sinneserregungen störend. (Der Müller wird wach, wenn die Mühle still steht!)

Im Schlafe fallen nur die Großhirnfunktionen aus: andere Centren des Centralnervensystems (Reflex- und Koordinationscentren) können tätig bleiben. Die Lider sind im Schlafe geschlossen, die Augen nach innen und oben gedreht, die Pupillen verengt, die Atmung verlangsamt. Der Stoffwechsel ist im Schlafe geringer als im wachen Zustande.

Träume beruhen auf unvollständigem Schlafe. Abnorme Arten von partiellem Schlafe sind der Somnambulismus und die Hypnose.

Anhang: **Chemische Zusammensetzung und Stoffwechsel der nervösen Centralorgane.**

Die weiße Substanz des Centralnervensystems enthält 31% Trockensubstanz, darunter Eiweiß und Collagen 8%, Lecithin 3%; Cholesterin und Fette 15%, Protagon 3%; außerdem noch einige in Aether unlösliche stickstoff- und phosphorhaltige Substanzen (Nucleïn, Neurokeratin, Jecorin) 1,5%, Salze 0,2%.

Die graue Substanz enthält 18% Trockensubstanz, darunter Eiweiß und Collagen 10%, Lecithin 3%. Cholesterin und Fette 3,5%, Cerebrin und in Aether unlösliche Substanzen 1%, Salze 0,5%.

Ueber die Stoffwechselvorgänge im Rückenmark und Gehirn ist nichts bekannt. Die Stoffwechselgröße wird nicht nachweisbar durch geistige Arbeit verändert. Die reiche Blutzufuhr zum Gehirn und die Tatsache, daß Hemmung der Blutzufuhr in wenigen Minuten die Nervenzellen lähmt, weist aber darauf hin, daß die Stoffwechselvorgänge sehr lebhaft sind.

Die Cerebrospinalflüssigkeit, die das Centralnervensystem umspült und seine Höhlen ausfüllt, ist eine Flüssigkeit von 1,005 spec. Gewicht. Sie enthält 1—1,5% Trockensubstanz, darunter nur Spuren oder gar kein Eiweiß. Dagegen findet man in ihr einen Kupferoxyd reducierenden Stoff, der Brenzkatechin zu sein scheint.

Kapitel XIX. Periphere Nerven, Sympathicus.

§ 1. Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven verlassen das Rückenmark durch die vorderen und hinteren Wurzeln.

Die vorderen Wurzeln sind centrifugal, die hinteren überwiegend centripetal (Bellscher Lehrsatz), indes enthalten die hinteren auch einige motorische Nerven für die Muskulatur der Baucheingeweide.

Die zu einem Muskel ziehenden Nervenfasern liegen nicht schon in einer vorderen Wurzel zusammen, sondern ein Muskel erhält aus verschiedenen vorderen Wurzeln motorische Fasern, die sich in den Nervengeflechten (Plexus) der peripheren Nerven zusammenfinden, und erst von da gemeinsam in einem Nervenstamm verlaufen.

In den vorderen Wurzeln liegen Fasern zusammen, deren gleichzeitige Reizung Bewegungen ganzer Muskelgruppen zu stande bringt, die gewissen, im Leben öfter vorkommenden geordneten Bewegungen gleichen. Bei Reizung der 1. Dorsalwurzel hat man z. B. beim Affen eine Bewegung des Armes, ähnlich der beim Pflücken einer Frucht gemachten, beobachtet, bei Reizung der 7. Cervikalwurzel Bewegung des Armes, ähnlich einem Klimmzug, bei Reizung der 6. Cervikalwurzel wurde die Hand zum Munde geführt. Vielleicht liegen die Ursprungszellen dieser Nerven im Rückenmark zusammen in besonderen Zellenhaufen, die als Koordinationscentren angesehen werden können. Von diesen Centren aus verlaufen die Nervenfasern zunächst eine Strecke weit bis zu dem Plexus noch zusammen.

Die Funktion der einzelnen Rückenmarksnerven ergibt sich im übrigen aus ihren anatomischen Verbindungen.

§ 2. Gehirnnerven.

I. Der **Olfactorius** ist der Riechnerv. Der Bulbus olfactorius ist das subkortikale Centrum des Nerven; in ihm sind Zellen in die Bahnen eingeschaltet.

II. Der **Opticus** ist der Sehnerv. Die Sehnervenfasern treten im Tractus opticus aus dem Gehirn aus, ihre nächsten Ursprungskerne liegen im lateralen Kniehöcker und im vorderen Vierhügel; diese Teile sind in Verbindung einerseits durch Stabkranzfasern mit der Großhirnrinde, anderseits mit den weiter hinten gelegenen Kernen des Gehirns, besonders den Kernen der Augenmuskelnerven. Die Tractus optici gehen in das Chiasma über, wo die Fasern sich teilweise kreuzen; danach verlaufen sie als Nervi optici in das Auge. Durch die partielle Kreuzung im Chiasma ist es bedingt, daß die innere Hälfte jeder Netzhaut von Fasern innerviert wird, die von der entgegengesetzten Seite des Gehirns kommen, die äußere von Fasern aus derselben Seite.

III. Der **Oculomotorius**, IV. **Trochlearis** und VI. **Abducens** sind die motorischen Nerven für die äußere und innere Augenmuskulatur (ausgenommen Dilatator pupillae) und den Levator palpebrae superioris. Der Trochlearis innerviert den Obliquus superior, der Abducens den Rectus externus, der Oculomotorius alle übrigen Augenmuskeln.

V. Der **Trigeminus** enthält:

1. sensible Fasern für den ganzen Kopf mit Ausnahme des Rachens und Ohres, die vom Glossopharyngeus und Ramus auricularis vagi versorgt werden;

2. motorische für die Kaumuskeln (Temporalis, Pterygoïdeus internus und externus, Masseter) sowie für den Tensor palati mollis, Mylohyoideus, vorderen Bauch des Digastricus und Tensor tympani;

3. sekretorische für die Tränendrüsen.

Der Nervus lingualis trigemini enthält noch sekretorische Fasern (für die Unterkiefer- und Zungenspeicheldrüse), ferner vasodilatatorische und Geschmacksfasern, die aber ursprünglich mit dem Facialis und Glossopharyngeus aus dem Gehirn austreten und durch die Chorda tympani zum Lingualis gelangen. Außerdem enthält der Trigeminus vasomotorische Nerven und sekretorische für die Schweißdrüsen des Gesichts, die aber aus dem Sympathicus stammen.

VII. Der **Facialis** enthält motorische Fasern für die ganze Gesichtsmuskulatur, für den Stylohyoideus, den hinteren Bauch des

Digastricus und für den Musculus stapedius, ferner Fasern, die durch den Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum, von da zum Musculus levator palati mollis und Azygos uvulae gehen.

Ferner enthält der Facialis sekretorische und vasodilatatorische Fasern, die in der Chorda tympani zum Lingualis und mit diesem zu den Speicheldrüsen gehen.

VIII. Der **Acusticus** enthält im Nervus cochlearis die Gehörnervenfasern, außerdem im Nervus vestibularis Fasern, die von den Otolithenorganen und den Bogengängen des inneren Ohrs, den Organen für den Gleichgewichtssinn, zum Gehirn ziehen, und die reflektorisch die koordinierten Bewegungen des Körpers zur Erhaltung des Gleichgewichts beeinflussen.

IX. Der **Glossopharyngeus** enthält:

1. sensible Fasern für den hinteren Teil der Zunge, sowie für Gaumenbögen, Tonsillen, Rachen, Kehldeckel;

2. motorische für den Musculus stylopharyngeus und Constrictor pharyngis medius;

3. die Geschmacksnerven, von denen die für den hinteren Teil der Zunge direkt dorthin gelangen, während die für den vorderen Teil der Zunge vom Ganglion petrosum des Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus zum Ganglion geniculi des Facialis, von da durch die Chorda tympani zum Lingualis gehen. Geschmacksfasern sollen ferner auch vom Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus und die Jacobsonsche Anastomose zum Nervus petrosus superficialis minor, Ganglion oticum und Lingualis gehen;

4. sekretorische Fasern, die durch den Nervus Jacobsonii und den Nervus petrosus superficialis minor zur Parotis gehen.

X. **Vagus** und XI. **Accessorius** bilden zusammen einen gemischten Nerven.

Der äußere Ast des Accessorius enthält motorische Fasern für den Musculus sternocleidomastoideus und Cucullaris. Der gemeinschaftliche Vago-Accessorius sendet Fasern:

1. Zum Cirkulationsapparat:

a) herzhemmende;

b) sensible und reflektorisch wirksame (depressorische) zum Herzen.

2. Zum Respirationsapparat:

a) motorische für die Kehlkopfmuskulatur (im Laryngeus superior

für den Cricothyreoideus, im Recurrens für die übrigen Muskeln) und für die Bronchialmuskeln;

b) sensible für Kehlkopf (Laryngeus sup.), Trachea und Lungen.

3. Zu den Baucheingeweiden:

a) motorische für die Oesophagus- und Magenbewegung und Darmperistaltik;

b) sensible für den Schlund und Magen;

c) sekretorische für den Magen und für die Bauchspeicheldrüse, vielleicht auch für die Darmdrüsen.

Außerdem soll der Vagus Fasern enthalten, die zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehen.

XII. Der **Hypoglossus** ist der motorische Nerv für die Zungenmuskulatur.

§ 3. Sympathicus.

Der Sympathicus steht mit dem Centralnervensystem in Verbindung durch die Rami viscerales oder communicantes, die von den Stämmen der Rückenmarksnerven zu den Sympathicusganglien ziehen. Der Sympathicus enthält die meisten vasokonstriktorischen sowie auch vasodilatatorische Fasern. Diese gehen entweder direkt zu den Gefäßen oder gesellen sich vielfach erst zu den peripheren Nerven und verlaufen mit ihnen gemeinsam. Aehnlich wie die Gefäßnerven verlaufen im Sympathicus sekretorische Nerven für die Schweißdrüsen, ferner die motorischen Nerven für die Muskeln der Haare (Pilomotoren). Auch sensible Nerven für die Eingeweide sind im Sympathicus vorhanden.

Außerdem enthält der Sympathicus:

1. Im Halsteil:

a) Fasern für die Pupillenerweiterung;

b) sekretorische Fasern für Speichel- und Tränendrüsen;

c) Herzbeschleunigungsnerven.

2. Im Brustteil:

a) Herzbeschleunigungsnerven (aus dem ersten Brustganglion);

b) in den Nervi splanchnici Hemmungsnerven für die Peristaltik, sowie sekretorische für das Pankreas.

Die sämtlichen motorischen Fasern, die der Sympathicus enthält, können nicht willkürlich erregt werden. Die Sympathicusfasern sind marklos.

Kapitel XX. Allgemeines über die Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane sind Apparate, in denen periphere sensible Nerven endigen und die durch innere oder äußere auf sie wirkende Einflüsse erregt werden. Die sensiblen Nerven nehmen dann die Erregungen auf und leiten sie den nervösen Centralorganen zu.

Adäquater Reiz des Sinnesorgans heißt der Reiz, der das Organ gewöhnlich erregt und zu dessen Aufnahme das Organ speciell gebaut ist.

Adäquate Reize für das Auge sind z. B. gewisse Aetherschwingungen, für das Ohr gewisse Luftschwingungen.

Die Erregung der Sinnesorgane bewirkt in den Zellen der Großhirnrinde, denen sie zugeleitet wird, das Zustandekommen einer **Empfindung.**

Die Empfindungen werden von unserem Bewußtsein aber nicht in der Gehirnrinde lokalisiert, sondern in die Sinnesorgane oder gar in den umgebenden Raum hinein projiciert.

Die Empfindungen können wir hinsichtlich ihrer **Qualität** und **Intensität** voneinander unterscheiden.

Als qualitativ verschieden unterscheiden wir z. B. die verschiedenen Farbenempfindungen, Tonempfindungen, Geruchsempfindungen u. s. f., als intensiv verschieden z. B. bei der Lichtempfindung hell und dunkel, bei der Schallempfindung laut und leise.

Gesetz der specifischen Energie der Sinnesnerven: Die Qualität der Empfindung ist für jeden einzelnen Sinnesnerven eine bestimmte, unabhängig von der Art des Reizes.

So bewirkt z. B. Erregung des Opticus immer Lichtempfindung, einerlei, ob sie durch den adäquaten Reiz oder durch andere Reize (z. B. mechanische, elektrische) hervorgebracht wird.

Wodurch die specifische Energie der einzelnen Sinnesgebiete bedingt ist, ist unbekannt. Verschiedenheiten im Bau oder in den physiologischen Erregungsvorgängen der nervösen Elemente (Fasern und Zellen), auf denen die Verschiedenheiten der specifischen Energien der Sinnesgebiete beruhen könnten, kennen wir nicht.

Zu beachten ist, daß dem adäquaten Reiz nicht objektiv die Qualität der Empfindung anhaftet, die er hervorruft. Die Aetherschwingungen z. B., die aufs Auge wirken, haben an sich nichts mit dem Begriff Licht zu tun.

Der Begriff Licht existiert nur vom Standpunkte der subjektiven inneren Anschauung.

Die Intensität der Empfindung ist unter sonst gleichen Bedingungen abhängig von der Intensität des Reizes.

Reizschwelle heißt der eben merkliche Reiz, **Unterschiedsschwelle** heißt der eben merkliche Unterschied der Intensität zweier Reize oder auch der eben merkliche Reizzuwachs.

Die Größe der Unterschiedsschwelle variiert mit der absoluten Größe der Reizintensität. Der eben merkliche Reizzuwachs ist proportional der absoluten Reizgröße: Webers Gesetz.

Nach Fechners psycho-physischem Gesetz stehen die Empfindungsgrößen zu den Reizgrößen in gleichem Abhängigkeitsverhältnis wie die Logarithmen zu ihren Numeris. Die Gültigkeit des Fechnerschen Gesetzes wird allerdings von vielen Autoren bestritten.

Auch gegen die Allgemeingültigkeit des Weberschen Gesetzes sind Einwendungen gemacht worden.

Außer der Intensität und Qualität kann man noch unterscheiden die Dauer und den Ort der Empfindung.

Kapitel XXI. Gesichtssinn.

Der adäquate Reiz für das Auge sind gewisse Aetherschwingungen, Licht genannt, weil sie Lichtempfindung hervorrufen.

Damit ein Gegenstand deutlich gesehen wird, müssen von ihm Lichtstrahlen ausgehen, die durch die Lichtbrechung im Auge zu einem umgekehrten reellen Bilde des Gegenstandes genau auf der Netzhaut vereinigt werden. Die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut sind die lichtempfindlichen Elemente; sie bilden ein Mosaik von Nervenelementen, von denen jedes einzelne durch auffallende Lichtpunkte isoliert erregt werden kann. Verschiedene Objektpunkte können daher durch Erregung verschiedener Netzhautstellen verschiedene, voneinander unterscheidbare Lichtempfindungen hervorrufen und deshalb getrennt voneinander gesehen werden.

§ 1. Dioptrik (Lichtbrechung) des Auges.

Physikalische Vorbemerkungen.

1. Brechungsindex:

Die Brechung eines Lichtstrahles an der Grenze zwischen zwei Medien erfolgt so, daß das Verhältnis des Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des

Brechungswinkels eine von der Natur der Medien abhängige Konstante ist, die Brechungsindex heißt. Absoluter Brechungsindex eines Mediums heißt diese Konstante für den Fall, daß der Strahl aus dem luftleeren Raume in das Medium eindringt. Der relative Brechungsindex zweier Medien ist gleich dem absoluten Brechungsindex des zweiten dividiert durch den des ersten Mediums.

2. Maß der Konvergenz eines Strahlenbündels:

Die Konvergenz eines Strahlenbündels in irgend einem Querschnitt wird gemessen durch den reciproken Wert des Abstandes dieses Querschnitts von dem Vereinigungspunkt der Strahlen. Der Abstand wird positiv gerechnet, wenn er im Sinne des Strahlenganges vorwärts, negativ wenn er rückwärts von dem Querschnitt liegt; in letzterem Falle ist die Konvergenz negativ, d. h. die Strahlen sind divergent. Reducierte Konvergenz heißt der reciproke Wert des Abstandes multipliciert mit dem zugehörigen Brechungsindex.

3. Brechung an einer sphärischen Fläche:

Bei der Brechung an einer sphärischen Trennungsfläche zwischen zwei Medien ist, falls die Strahlen nahezu senkrecht auf die Fläche auffallen:

$$B = A + D \text{ und } D = (n_2 - n_1) : r,$$

worin A die reducierte Konvergenz der einfallenden, B die der gebrochenen Strahlen auf der Fläche, n_1 und n_2 die Brechungsindices, r der Radius der gekrümmten Fläche, und D ein Wert ist, den man die Brechkraft des Systems nennt. Mit Worten: Die reducierte Konvergenz der einfallenden Strahlen wird bei der Brechung vermehrt um den Betrag der Brechkraft. d. i. die Differenz der Brechungsindices dividiert durch den Radius. r ist positiv, wenn der Radius im Sinne des Strahlenganges vorwärts, negativ wenn er rückwärts von der Fläche liegt. Das System ist ein Sammelsystem, wenn D positiv, ein Zerstreuungssystem, wenn D negativ ist.

4. Konjugierte Punkte, Knotenpunkt, Hauptpunkt:

Mit den obigen Formeln läßt sich der Ort eines Bildpunktes zu einem gegebenen Objektpunkt berechnen, wenn die Brechungsindices und der Radius bekannt sind. Zwei Punkte, von denen der eine als Bildpunkt zum anderen als Objektpunkt zugehört, heißen konjugierte Punkte.

Eine vom Objektpunkt durch den Mittelpunkt der sphärischen Fläche gezogene Gerade gibt die Richtung an, in der der zugehörige Bildpunkt liegt; sie heißt Richtungsstrahl, der Mittelpunkt heißt Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen oder Knotenpunkt. Als optische Achse nehmen wir den durch den Scheitelpunkt der Fläche gezogenen Richtungsstrahl an.

Der Scheitelpunkt selbst heißt Hauptpunkt, eine im Scheitelpunkt auf der Achse senkrechte Ebene heißt Hauptebene. Die Hauptebene stellt ein Paar in eine einzige Ebene zusammenfallender konjugierter Ebenen dar, weil ein in der Hauptebene stehendes Objekt mit seinem Bild zusammenfällt.

5. Brennpunkte und ihre Beziehungen zur Brechkraft:

Strahlen, die parallel der optischen Achse, d. i. mit der Konvergenz 0 einfallen, gehen nach der Brechung durch den 2. Brennpunkt. Strahlen, die nach der Brechung der Achse parallel sind, gehen vor der Brechung durch den 1. Brennpunkt. Seien f_1 und f_2 die Brennweiten. d. s. die Abstände der Brennpunkte von der Fläche, so ergibt sich

$$D = \frac{n_2}{f_2} = -\frac{n_1}{f_1}.$$

In dieser Formel erklärt sich das negative Vorzeichen des letzten Ausdrucks daraus, daß f_1 eine negative Größe ist, wenn f_2 positiv ist, und umgekehrt eine positive Größe, wenn f_2 negativ ist. Die Brechkraft kann nach dieser Formel auch definiert werden als die mit entsprechendem Vorzeichen zu versehende reducierte Konvergenz der durch einen Brennpunkt gehenden Strahlen.

Als Einheit der Brechkraft gilt die Dioptrie, d. i. die Brechkraft eines Systems, das in einem Medium vom Brechungsindex 1 eine Brennweite von 1 m hat.

Ferner ergibt sich, daß die algebraische Summe der beiden Brennweiten gleich dem Radius der Fläche ist.

Ist einer der Brennpunkte, z. B. der 2., bekannt, so ist in folgender Weise der zu einem Objektpunkt gehörige Bildpunkt zu finden: man zieht eine Gerade parallel zur optischen Achse bis zur Fläche, und von dem Schnittpunkt der Geraden mit der Fläche zieht man eine Gerade durch den 2. Brennpunkt; wo die letztere sich mit dem zugehörigen Richtungsstrahl schneidet, ist der Bildpunkt. Durch Aufsuchen der Bildpunkte zu den Punkten eines Gegenstandes läßt sich in dieser Art das Bild des Gegenstandes konstruieren.

6. Objekt- und Bildgröße:

Sei α die Größe eines Objekts, β die des zugehörigen Bildes, so ist

$$\beta : \alpha = A : B = A : (A + D).$$

β wird negativ, wenn das Bild ein umgekehrtes ist. Objekt und Bild sind gleich groß und gleich gerichtet, wenn sie in der Hauptebene stehen.

7. System von mehreren Flächen:

Ein optisches System von mehreren sphärischen Flächen zwischen verschiedenen Medien heißt centriert, wenn die Mittelpunkte sämtlicher Flächen auf einer Geraden liegen; diese Gerade dient als optische Achse.

Zur Berechnung der Wirkung eines solchen Systems setzt man die Wirkung der einzelnen Flächen nacheinander in Rechnung.

Es läßt sich aber zeigen, daß man zur Vereinfachung der Rechnungen ein System aus mehreren Flächen hinsichtlich seiner brechenden Wirkung auch ersetzt denken kann durch ein einfaches, bei dem aber die der einen Hauptebene eines einfachsten Systems zukommenden optischen Merkmale auf zwei Hauptebenen verteilt sind derart, daß ein in der 1. Hauptebene stehendes Objekt ein gleich großes und gleich gerichtetes Bild in der 2. Hauptebene hat. Es sind dann alle Abstände nach rückwärts vom 1. Hauptpunkt ab, alle Abstände nach vorwärts vom 2. Hauptpunkt ab zu rechnen; als Brechungsindices werden die des ersten und letzten Mediums in Rechnung gesetzt und unter Berücksichtigung dieser Besonderheiten läßt sich nun die Rechnung so durchführen, wie bei einem einfachsten System.

Entsprechend den beiden Hauptpunkten gibt es dann auch zwei Knotenpunkte, die durch folgendes charakterisiert sind: Ein in der Richtung auf den ersten Knotenpunkt hin einfallender Strahl geht nach der Brechung durch den 2. Knotenpunkt seiner früheren Richtung parallel. Der Abstand des 1. Knotenpunktes vom 1. Hauptpunkt und der diesem gleiche Abstand des 2. Knotenpunktes vom 2. Hauptpunkt sind in optischer Hinsicht gleichwertig dem Radius eines einfachsten Systems.

Die Berechnung des derart reducierten Systems aus einem komplicierten geschieht nach folgendem Verfahren: Es werden zunächst für die 1. und 2. Fläche zusammen diejenigen beiden konjugierten Punkte aufgesucht, für welche das Objekt und das nach der zweiten Brechung entstandene

Bild gleich groß und gleich gerichtet sind. Dies sind die Hauptpunkte für die beiden ersten Flächen. Für diese Berechnung gelten folgende Formeln:

$$h_1 = \frac{\delta D_2}{D_{1,2}} \text{ und } h_2 = \frac{-\delta D_1}{D_{1,2}}$$

worin h_1 der reducierte Abstand des 1. Hauptpunkts von der 1. Fläche, h_2 der reducierte Abstand des 2. Hauptpunkts von der 2. Fläche, D_1 die Brechkraft der 1., D_2 die der 2. Fläche, $D_{1,2}$ die Brechkraft des ganzen Systems und δ der reducierte, d. h. durch den 2. Brechungsindex dividierte Abstand der beiden Flächen voneinander ist. Es ist ferner:

$$D_{1,2} = D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2.$$

Der reciproke, mit entsprechendem Vorzeichen versehene Wert von $D_{1,2}$ ist aber gleich der reducierten 1., resp. 2. Brennweite des vereinfachten Systems. Die wirklichen Werte der Brennweiten und der Abstände der Hauptpunkte von den Flächen erhält man, wenn man die reducierten mit den zugehörigen Brechungsindices multipliciert. Trägt man schließlich die algebraische Summe der wirklichen beiden Brennweiten (deren Vorzeichen ja immer entgegengesetzt sind), in der dem Vorzeichen der Summe entsprechenden Richtung von dem 1. resp. 2. Hauptpunkte aus auf der optischen Achse ab, so erhält man den 1. resp. 2. Knotenpunkt.

Nachdem so die 1. und 2. Fläche auf ein 1. reduciertes System zurückgeführt worden sind, wird jetzt das 1. reducierte System zusammen mit der 3. Fläche auf ein 2. reduciertes zurückgeführt, dann das 2. reducierte mit der 4. Fläche auf ein 3. reduciertes u. s. f. Für jede folgende Reduktionsrechnung ist δ gleich dem reducierten Abstand der folgenden Fläche von dem 2. Hauptpunkt des vorausgehenden reducierten Systems zu setzen. Die Summe sämtlicher für h_1 in den Einzelrechnungen erhaltenen Werte gibt schließlich den reducierten Abstand der 1. Fläche vom 1. Hauptpunkt des letzten reducierten Systems.

Haupt-, Knoten- und Brennpunkte zusammen heißen die Kardinalpunkte des Systems.

I. Das dioptrische System des normalen ruhenden Auges.

Das dioptrische System des Auges ist ein Sammelsystem von drei annähernd centrierten sphärischen Trennungsflächen zwischen vier Medien. Die Medien sind: Luft, Kammerwasser, Linse. Glaskörper. Die Trennungsflächen sind: Vordere Hornhautfläche, vordere Linsenfläche, hintere Linsenfläche. Die optische Achse wird Augenachse genannt (siehe Fig. 25 f_1 f_2).

Die hintere Hornhautfläche kann unberücksichtigt bleiben, weil sie parallel der vorderen liegt, und das Brechungsvermögen der Hornhaut gleich dem des Kammerwassers angesehen werden darf.

Der Brechungsindex des Kammerwassers und Glaskörpers beträgt ungefähr 1,34, der der Linse 1,43.

Der Radius der Hornhautfläche beträgt ungefähr 8 mm, der vorderen Linsenfläche 10 mm, der hinteren Linsenfläche 6 mm.

Der Abstand des Hornhautscheitels vom vorderen Linsenscheitel beträgt 3,6 mm, die Linsendicke 3,6 mm. Die Netzhaut liegt 15 mm hinter der hinteren Linsenfläche.

Aus diesen Größen läßt sich die dioptrische Wirkung des Systems berechnen.

Die Brechungsindices sind nur an Leichenaugen, die Radien und Abstände der Flächen auch beim lebenden Menschen bestimmbar.

Die Linse hat einen zwiebelartig geschichteten Bau; die einzelnen Schichten haben verschiedenen Brechungsindex, der Brechungsindex nimmt nach der Mitte zu. Infolge der Schichtung ist der wirkliche Gesamtbrechungsindex etwas größer als der Brechungsindex der mittelsten Schicht.

Die Radien werden berechnet aus der Größe der Spiegelbilder, die von bekannten Objekten durch Spiegelung an den Flächen entstehen. Zur genauen Messung der Größe der Spiegelbilder dient ein von Helmholtz erfundener Apparat, das Ophthalmometer.

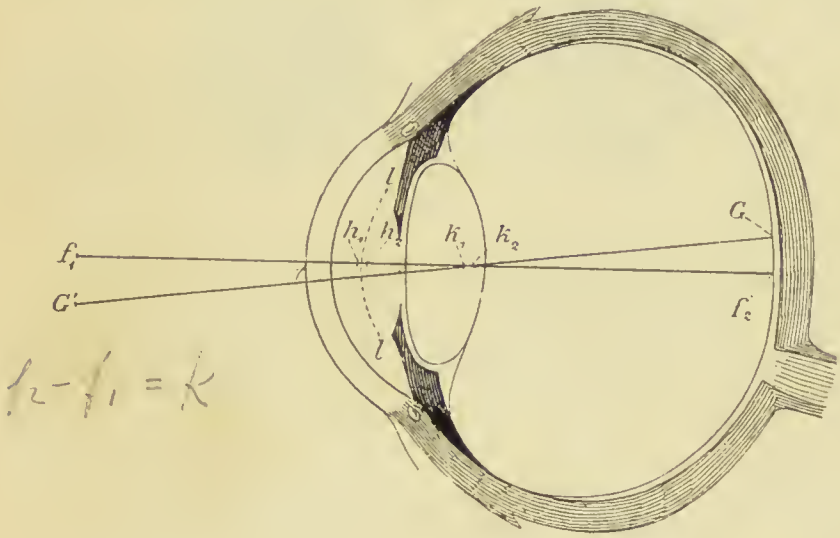


Fig. 25. Kardinalpunkte des Auges (siehe Text). GG': Gesichtslinie.

Bei der Berechnung der Kardinalpunkte eines reducierten Systems von derselben brechenden Wirkung, wie das komplicierte System des Auges, ergibt sich folgende Entfernung der Punkte vom Hornhautscheitel:

1. Brennpunkt 12,9 mm; 2. Brennpunkt 22,2 mm;
1. Hauptpunkt 2,0 „ 2. Hauptpunkt 2,4 „
1. Knotenpunkt 7,0 „ 2. Knotenpunkt 7,4 „

Die Lage der Punkte wird veranschaulicht durch die schematische Fig. 25, in der f_1 und f_2 die Brennpunkte, h_1 und h_2 die Hauptpunkte und k_1 und k_2 die Knotenpunkte angeben.

Die beiden Hauptpunkte liegen einander so nahe, daß man, ohne einen erheblichen Fehler zu begehen, sie als in einem Punkte, der 2,2 mm hinter der Hornhaut liegt, zusammen fallend ansehen kann, und ebenso die beiden Knotenpunkte in einem Punkt 7,2 mm hinter der Hornhaut. — Oder mit anderen Worten:

Die brechende Wirkung des komplicierten dioptrischen Systems des Auges würde auch erreicht durch ein einfacheres System, in dem die Linse fehlte und ersetzt wäre durch Glaskörper, und in

dem der durch das Fehlen der Linse bedingte Ausfall an Brechkraft ersetzt wäre durch stärkere Krümmung und andere Lage der Hornhaut. Der Radius der brechenden Fläche dieses **reducierten Auges** würde 5 mm betragen, ihr **Knotenpunkt** würde etwa da liegen, wo beim wirklichen Auge der hintere Linsenscheitel liegt; die erste Brennweite des reducierten Auges würde 15 mm vor, die zweite 20 mm hinter der Fläche liegen. Die Brechkraft des reducierten Auges beträgt etwa 65 Dioptrien.

Mit Hilfe des reducierten Auges läßt sich der Strahlengang im Auge in einfachster Weise berechnen und konstruieren. In Fig. 25 gibt H die Lage der Trennungsfläche des reducierten Auges an.

Die zweite Brennebene des Auges fällt genau in die Netzhaut. Bilder von unendlich weit entfernten Objektpunkten, deren Strahlen parallel auf die Hornhaut auffallen, entstehen also auf der Netzhaut. Das normale ruhende Auge kann daher unendlich weit entfernte Objekte deutlich sehen.

II. Die Akkommodation.

Nahe Objektpunkte haben ihr Bild hinter der Netzhaut des ruhenden Auges; von ihnen entsteht auf der Netzhaut kein Bildpunkt, sondern ein beleuchteter Kreis, ein Zerstreuungskreis, weil die Strahlen sich hier noch nicht vereinigt haben. Da Zerstreuungskreise benachbarter Objektpunkte sich teilweise überdecken, so ist das Bild naher Objekte auf der Netzhaut nicht scharf. Daher kann das ruhende Auge nahe Objekte nicht deutlich sehen.

Um auch von nahen Objekten scharfe Bilder auf der Netzhaut zu erhalten, verstärkt das Auge seine Brechkraft durch stärkere Krümmung der Linsenflächen. Dieser Vorgang heißt **Akkommodation.**

Im Zustande stärkster Akkommodation beträgt der Radius der vorderen Linsenfläche 6 mm, der der hinteren 5,5 mm; der vordere Linsenscheitel ist etwas nach vorn gerückt, der hintere an seiner Stelle geblieben. Für diesen Zustand ist auch ein reduciertes Auge zu berechnen; der Radius der sphärischen Trennungsfläche desselben beträgt 4,5 mm, ihr Mittelpunkt liegt 6,8 mm hinter dem Hornhautscheitel des nicht reducierten Auges. In diesem Zustande entstehen auf der Netzhaut scharfe Bilder von Objekten, die in 120 mm Entfernung vor dem Hornhautscheitel stehen.

Purkinje-Sansonsche Spiegelbilder: Die Aenderung der Linsenkrümmung äußert sich in der Veränderung der Größe und Lage der Bilder, die von den Flächen gespiegelt werden. Von einem Kerzenlicht, das man zur Seite eines Auges aufstellt, sieht man,

wenn man von der anderen Seite her in das Auge blickt, drei Spiegelbilder (Fig. 26 F): 1. das Hornhautbild, aufrecht, hell; 2. das vordere Linsenbild neben und etwas hinter dem ersten aufrecht, größer und lichtschwächer als das erste; 3. das kleine und umgekehrte hintere Linsenbild. Beim Sehen in die Nähe werden 2 und 3 kleiner, und 2 rückt näher an 1 (Fig. 26 N), was durch die stärkere Krümmung der Linsenflächen bewirkt wird.

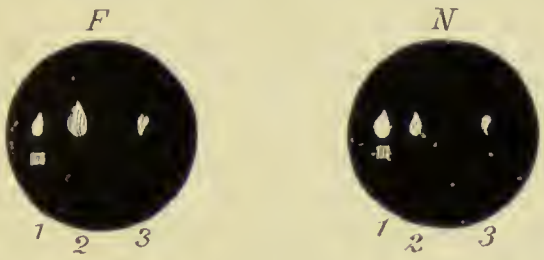


Fig. 26.

Scheiners Versuch. Man blicke mit einem Auge durch zwei dicht nebeneinander stehende Löcher in einem Karton in der Richtung nach einem nahen leuchtenden Punkt. Blickt man an dem Punkt vorbei in die Ferne, so sieht man den leuchtenden Punkt doppelt, fixiert man aber den leuchtenden Punkt, so sieht man ihn einfach. Von den Strahlen des Punktes gehen zwei dünne Strahlenbündel durch die Löcher ins Auge,

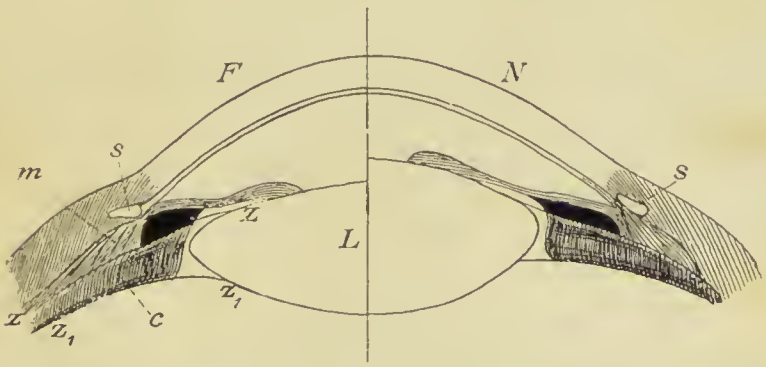


Fig. 27. Gestaltveränderung der Linse bei der Akkommodation nach Helmholtz. F: Ferne. N: Nähe. m: Musc. ciliaris. Z Z, Z_1 Z_1: Zonula Zinnii. c: Ciliarfortsatz. L: Linse.

die sich beim akkommodierten Auge zu einem Bildpunkt in der Netzhaut vereinigen, beim nicht akkommodierten Auge aber zwei verschiedene Netzhautstellen beleuchten, weil sie sich erst hinter der Netzhaut zu einem Bildpunkt vereinigen würden.

Mechanismus der Akkommodation. (Vgl. Fig. 27.) Die Linse L liegt eingeschlossen zwischen den beiden Blättern der Linsenkapsel.

Die Blätter der Kapsel gehen am Linsenrande über in die Zonula Zinnii ZZ und Z_1Z_1, eine faltige Membran, deren Peripherie verwachsen ist mit der Aderhaut an der Stelle, wo diese in das Corpus ciliare c übergeht. Die Aderhaut ist in der Norm etwas gedehnt und gespannt, und sie überträgt ihre Spannung auch auf die Zonula und die Linsenkapselblätter; dadurch wird die Linse in der Richtung von vorne nach hinten zusammengedrückt und abgeflacht. Das ist der Zustand der Linse im ruhenden Auge (Fig. 27 F).

Die Fasern des Akkommodationsmuskels m (Musculus tensor chorioideae oder ciliaris) gehen im Ciliarkörper von der Insertionsstelle der Zonula zu der Stelle, wo die Aderhaut mit der Grenze zwischen Hornhaut und Sclera verwachsen ist. Durch Kontraktion des Muskels wird der Kreis, in dem die Zonula inseriert, etwas nach vorne und innen (zur Augenachse hin) gezogen und so verkleinert; dadurch werden Zonula und Linsenkapsel entspannt, die Linse dehnt sich infolge ihrer Elasticität in der Richtung von vorne nach hinten aus, ihre Krümmung wird stärker (Fig. 27 N).

Der Akkommodationsmuskel enthält glatte Muskelfasern. Der Nervus oculomotorius liefert die motorischen Fasern für den Akkommodationsmuskel, die in das Ganglion ciliare eintreten und von da durch die Nervi ciliares breves zum Auge gelangen.

Die Akkommodationsmuskeln werden beiderseits immer gleichzeitig und gleich stark innerviert. Gleichzeitig mit ihnen werden immer innerviert der Musculus rectus internus und der Sphincter iridis beiderseits, so daß die Akkommodation von Konvergenz der Augenachsen und Pupillenverengerung begleitet ist.

Mass der Akkommodation. Der Punkt, den das ruhende Auge deutlich sieht, heißt Fernpunkt; der Punkt, den das möglichst stark akkommodierte Auge deutlich sieht, heißt Nahepunkt. Die aus dem Nahepunkt kommenden Strahlen werden also vom akkommodierten Auge geradeso stark konvergent gemacht, wie die aus dem Fernpunkt kommenden Strahlen vom nicht akkommodierten Auge. Da aber die Nahepunktstrahlen weniger konvergent einfallen, als die Fernpunktstrahlen, so erhält das Auge durch die Akkommodation einen Zuwachs an Brechkraft, der gleich dem Unterschiede der Konvergenzwerte der Fernpunkt- und der Nahepunktstrahlen ist.

Beim normalen jugendlichen Auge, dessen Nahepunkt 0,12 m, dessen Fernpunkt unendlich weit entfernt von der Hornhaut ist, be-

trägt mithin der akkommodative Zuwachs an Brechkraft oder die **Akkommodationskraft**:

$$\frac{1}{\infty} - \frac{1}{-0{,}12} = 8{,}3 \text{ Dioptrien.}$$

Die zwischen Fernpunkt und Nahepunkt gelegene Strecke, die also alle die Punkte umfaßt, auf welche das Auge sich einstellen kann, heißt Akkommodationsgebiet.

Im Alter wird die Entfernung des Nahepunkts vom Auge größer, die Akkommodationskraft nimmt ab, weil die Linse starr wird (Presbyopie).

Refraktionsanomalien (Kurzsichtigkeit oder Myopie, Weitsichtigkeit oder Hypermetropie) beruhen auf abnormer Lage der Netzhaut. Bei **Myopie** liegt die Netzhaut weiter hinten als normal, parallel einfallende Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut; damit sie sich auf der Netzhaut vereinigen, muß die Brechkraft des Auges vermindert werden durch eine vorgesetzte Zerstreuungslinse. Bei **Hypermetropie** liegt die Netzhaut weiter vorn, als normal; parallel einfallende Strahlen vereinigen sich hinter der Netzhaut; damit sie sich bei ruhendem Auge auf der Netzhaut vereinigen, muß die Brechkraft des Auges vergrößert werden durch eine vorgesetzte Sammellinse. **Emmetrop** wird das normale Auge genannt, bei dem der zweite Brennpunkt in der Netzhaut liegt.

Periskopie des Auges ist seine Fähigkeit, weit seitlich von der Augenachse gelegene Punkte noch deutlich zu sehen. Die bisher erörterten Gesetze gelten nämlich nur für Strahlenbündel, die nahezu parallel der optischen Achse und annähernd senkrecht durch die brechenden Flächen gehen. Strahlen von weit seitlich gelegenen Objektpunkten sammeln sich nicht genau in einem Bildpunkt, sondern sind nur an zwei Stellen hintereinander koncentriert auf zwei kleine Linien, von denen die hintere als Analogon eines Bildpunktes betrachtet werden kann. Diese uneigentlichen Bildpunkte von seitlich gelegenen, unendlich weit entfernten Objektpunkten liegen alle auf einer krummen Fläche, die annähernd mit der gekrümmten Netzhautfläche zusammenfällt. Das gilt aber nur für das nicht reducierte Auge. Beim reducierten Auge fällt die krumme Fläche nicht mit der Netzhaut zusammen.

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates.

1. **Sphärische Aberration.** Die auf eine sphärische Trennungsfläche schräg auffallenden Randstrahlen eines Strahlenbündels werden stärker gebrochen als die centralen, so daß die Strahlen sich nicht genau in einem Punkte vereinigen. Beim Auge ist die sphärische Aberration eingeschränkt, weil die Iris die Randstrahlen abblendet.

2. **Chromatische Aberration.** Die verschiedenen Spektralfarben werden verschieden stark gebrochen, Violett stärker als Rot, daher vereinigen sich die violetten Strahlen früher zum Bilde als die roten. Beim Sehen stört dies gewöhnlich nicht, kann aber beobachtet werden, wenn man gerade die Hälfte der Pupille eines Auges durch einen Schirm bedeckt und nun mit dem Auge ein helles Objekt ansieht; man bemerkt dann am Rande des Objekts wegen der chromatischen Aberration farbige Streifen.

3. **Astigmatismus.** Die Krümmung der Trennungsflächen kann in verschiedenen Meridianen verschieden stark sein, so daß die in einem Meridian einfallenden Strahlen eines Strahlenbündels anders gebrochen werden und sich daher an anderer Stelle vereinigen, als die in einem anderen Meridian einfallenden. Steht der Meridian mit der stärksten Krümmung senkrecht zu dem Meridian mit der schwächsten Krümmung, so bildet der Querschnitt eines Bündels parallel einfallender Strahlen nach der Brechung an zwei Stellen Brennlinien, von denen die erste in der Richtung des Meridians der schwächsten Krümmung, die andere in der Richtung des Meridians der stärksten Krümmung steht. In geringem Maße ist das normale Auge astigmatisch; meist ist hier im senkrechten Meridian die Krümmung am stärksten. Infolge des Astigmatismus sieht man von einer Anzahl schwarzer Linien, die auf weißem Papier so gezogen sind, daß sie sich alle in einem Punkte schneiden, nur immer eine scharf, die anderen, besonders die auf der scharf gesehenen senkrechte, weniger scharf. Hochgradiger Astigmatismus bedingt Sehstörungen, die korrigiert werden durch Vorsetzen eines Glases mit cylindrischer Krümmung vor das Auge.

4. **Entoptische Erscheinungen.** Trübungen der brechenden Medien. die nicht nur in kranken, sondern auch in gesunden Augen vorkommen (Zellen und Fasern des Glaskörpergewebes, Auflagerungen von Staub oder Schleimflocken auf der Hornhaut), verhindern den Durchtritt des Lichtes und werfen Schatten auf die Netzhaut, die man als Trübungen im hellen Gesichtsfelde sieht. Man kann sie besonders gut sehen, wenn man in den ersten Brennpunkt eine Lichtquelle stellt, deren Lichtstrahlen parallel durch den Glaskörper gehen. Bei Bewegungen der Augen bewegt sich der scheinbare Ort der Trübungen mit: Mouches volantes. Hieher gehört auch der Schatten, den die Aderfigur wirft (siehe S. 229). Auch die Bewegung der Blutkörperchen in den Kapillaren der Netzhaut ist unter Umständen entoptisch zu sehen in Form bewegter Punkte.

III. Die dioptrische Bedeutung der Iris.

Die Iris hat zwei Muskeln mit glatten Muskelfasern:

1. Sphincter pupillae, einen Ringmuskel, dessen Kontraktion die Pupille verengt. Er ist innerviert von Oculomotoriusfasern, die zunächst in Zellen des Ganglion ciliare endigen; von da gehen die kurzen Ciliarnerven zum Sphincter.

2. Dilatator pupillae, radiär gestellte Fasern, deren Kontraktion die Pupille erweitert. Er ist innerviert von Sympathicusfasern, die das Ganglion ciliare durchsetzen, ohne in Zellen einzutreten.

Beide Muskeln sind tonisch innerviert. Durchschneiden des Oculomotorius bewirkt Erweiterung, Durchschneiden des Sympathicus Verengerung der Pupille.

Die **Iris**, die wegen ihres Pigmentgehaltes undurchsichtig ist, dient:

1. Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, wodurch die sphärische Aberration beschränkt wird (siehe S. 225).

2. Zur Regulation des Lichteinfalls ins Auge. Die Pupille wird umso enger, je mehr Licht ins Auge fällt. Die Veränderung der Pupillenweite erfolgt reflektorisch auf die Veränderung der ein-

fallenden Lichtmenge hin. Centripetale Nerven für diesen Reflex sind diejenigen Fasern des Nervus opticus, die zu den vorderen Vierhügeln gehen. Durch die reflektorische Pupillenverengerung wird zu starke Belichtung der Netzhaut verhindert, weil umso weniger Licht ins Auge gelangen kann, je enger die Pupille ist.

Beide Pupillen sind in der Norm gleich weit; die Veränderung der Pupillenweite erfolgt beiderseits, selbst wenn der Lichteinfall nur in ein Auge geändert wird: konsensueller Pupillarreflex.

Pupillenverengerung erfolgt ferner gleichzeitig mit Akkommodation und Konvergenzbewegung beider Augen.

Ueber die Lage der Innervationscentren für die Irismuskeln siehe S. 198, 205 und 213.

Auf die Pupille wirken ferner:
1. verengernd: Schlaf, Gifte (Physostigmin);
2. erweiternd: Reizung mancher sensibler Nerven, Muskelanstrengung, Dyspnoë, Gifte (Atropin).

Auch der Akkommodationsmuskel wird durch Physostigmin erregt, durch Atropin gelähmt.

IV. Der Augenspiegel.

Wegen der Undurchsichtigkeit der Chorioidea und Iris kann nicht von der Seite her Licht in das Auge fallen, sondern nur von vorne. Das Auge ist eine Camera obscura. Infolge der Brechung im Auge geht das ins Auge gelangende Licht, wenn es von der Netzhaut reflektiert wird, wieder in der Richtung nach der Lichtquelle zurück. Wir sehen deshalb ohne besondere Hilfsmittel den Augenhintergrund unserer Mitmenschen nicht erleuchtet, weil unsere eigenen Augen kein Licht ausstrahlen, das jene Augen erleuchten könnte.

Stellt man aber zwischen zwei Augen A und B (Fig. 28) einen Spiegel S, in dessen Mitte ein Loch ist, so auf, daß er Lichtstrahlen, die von einer seitlich aufgestellten Flamme F kommen, ins Auge B wirft, so wird ein Teil der Strahlen, die vom Augenhintergrund des Auges B reflektiert werden, nach dem Austritt aus B durch das Loch im Spiegel zum Auge A gelangen können. Das Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B erleuchtet. Sind beide Augen emmetrop und in Ruhe, so treten die von einem Punkte des Auges B reflektierten Strahlen parallel aus, und das Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B aufrecht und vergrößert. Gehen die Strahlen aus B konvergent heraus (etwa wenn B akkommodiert hat oder myop ist — der Fall ist in Fig. 28 gezeichnet —), so kann doch die Beobachtung im aufrechten Bilde vorgenommen

werden dadurch, daß zwischen A und B eine Zerstreuungslinse aufgestellt wird, die die Strahlen in A parallel oder divergent eintreten läßt. Stellt man zwischen B und S eine Sammellinse von hinreichender Stärke, so vereinigen sich die reflektierten Strahlen

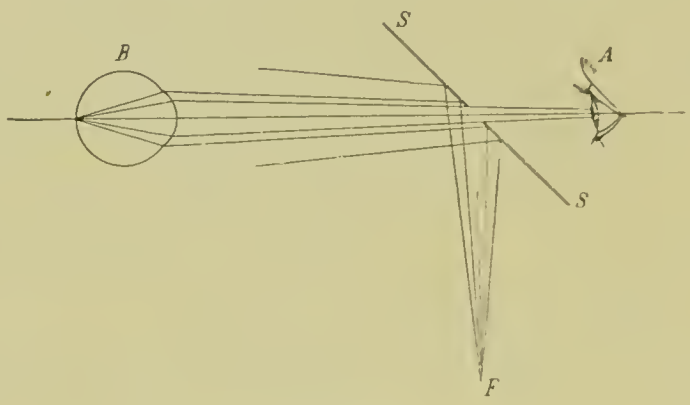


Fig. 28.

an einer Stelle zwischen S und der Linse zu einem umgekehrten reellen Bilde des Augenhintergrundes von B, das vom Auge A beobachtet werden kann: Beobachtung im umgekehrten Bilde.

Beim Albino gelangt durch die pigmentlose durchscheinende Iris und Chorioidea diffuses Licht ins Auge, das den Augenhintergrund erleuchtet erscheinen läßt. Verhindert man den Eintritt des diffusen Lichtes durch ein dicht vors Auge gesetztes Diaphragma, so sieht auch hier der Augenhintergrund schwarz aus.

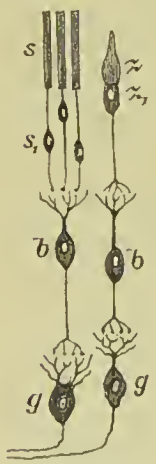


Fig. 29. Schema der nervösen Teile der Netzhaut.

§ 2. Netzhauterregung, Lichtempfindung.

Die lichtempfindlichen Apparate der Netzhaut sind die **Stäbchen** und **Zapfen.** Von ihnen aus geht die Erregung durch die nervösen Teile der Netzhaut auf die Opticusfasern über und von da ins Gehirn.

Die nervösen Teile der Netzhaut, die in ein bindegewebiges Stützgerüst eingelagert sind, bestehen aus drei hintereinander geschalteten Nervenzellschichten (siehe Fig. 29):

1. Die Neuroepithelzellen, d. s. die Stäbchen (s) und Zapfen (z) mit ihren kernhaltigen Teilen (Stäbchen- und Zapfenkörner, s_1 und z_1), die durch Fortsätze verbunden sind mit den äußeren Fortsätzen der

2. Bipolarzellen (b). Die inneren Fortsätze der Bipolarzellen verbinden sich mit den Protoplasmafortsätzen der

3. Ganglienzellen (g), deren Achsencylinderfortsätze die Opticusfasern sind.

Außerdem sind in der Netzhaut noch andere Nervenzellen, sowie auch centrifugale Nervenfasern gefunden worden, deren physiologische Bedeutung aber noch nicht bekannt ist.

Die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen liegen in der (vom Augapfelcentrum aus betrachtet) äußersten Netzhautschicht; um zu ihnen zu gelangen, muß das vom Glaskörper her kommende Licht erst alle anderen Netzhautschichten passieren.

In der Macula lutea enthält die äußerste Netzhautschicht nur Zapfen, in den übrigen Teilen Stäbchen und Zapfen gemischt. In der Mitte der Macula lutea, d. i. in der Fovea centralis, sind die Zapfen 2—2,5 μ dick, in der Peripherie 6—7 μ. Die Stäbchen sind etwa 2 μ dick.

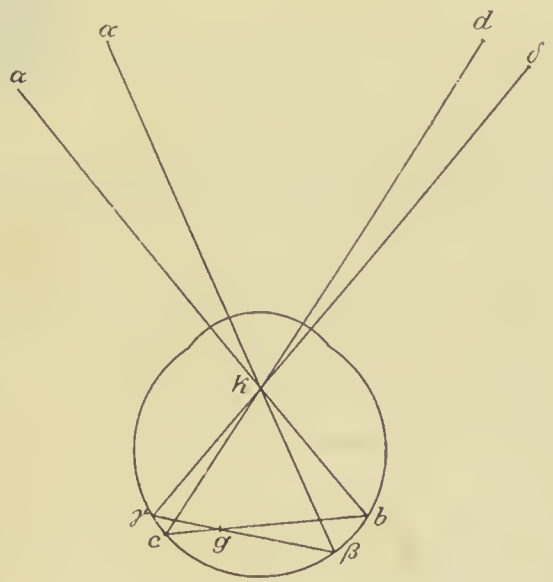


Fig. 30.

Außen von der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt eine Schicht von Pigmentepithelzellen mit feinen Protoplasmafortsätzen, die zwischen die Stäbchen und Zapfen eindringen.

Die Gefäßschattenfigur liefert den Beweis, daß die Zapfen und Stäbchen die lichtempfindlichen Elemente der Netzhaut enthalten. Man stelle in einem Dunkelzimmer seitlich von einem Auge (bei a Fig. 30) ein Licht auf (bei geschlossenem anderen Auge). Das Licht beleuchtet die Netzhautstelle b, die man findet, wenn man von a durch den Knotenpunkt k eine Gerade bis zur Netzhaut zieht. Von b gehen reflektierte Strahlen aus, die noch andere Netzhautteile beleuchten. Die Ursache der dadurch entstandenen Lichtempfindung verlegen wir außerhalb unseres Auges; wir sehen das Gesichtsfeld daher schwach erleuchtet. Einer der von b reflektierten Strahlen trifft nun auf das Netzhautgefäß g; deshalb bleibt die Netzhautstelle c unbeleuchtet, und wir sehen in der Richtung cd (d. i. in der Richtung von c durch den Knotenpunkt) eine dunkle Stelle im Gesichtsfeld. Die Schatten, die so von den sämtlichen Netzhautgefäßen auf die Netzhaut entworfen werden, sind wahrzunehmen als schwarze verästelte Linien im Gesichtsfelde. Verschiebt man das Licht von a nach α, so verschiebt sich auch der scheinbare Ort des Gefäßschattens von d nach δ,

wie die Konstruktion der Figur zeigt. Aus der Größe beider Verschiebungen läßt sich berechnen, wie weit g von c entfernt ist; es ergibt sich, daß die Entfernung dem Abstand der gefäßhaltigen Nervenfaserschicht von der Stäbchen- und Zapfenschicht entspricht.

Die Eintrittsstelle des Nervus opticus ist nicht lichtempfindlich, weil hier die Stäbchen und Zapfen fehlen. Beim Sehen wird der Mangel an Lichtempfindungen an dieser Stelle ersetzt durch Vorstellungen von Objekten.

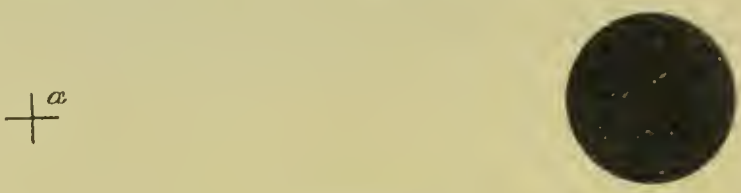


Fig. 31.

Wenn man bei geschlossenem linken Auge mit dem rechten das Kreuz a (Fig. 31) fixiert und das Buch etwa 25 cm vom Auge entfernt hält, dann wird der schwarze Kreis unsichtbar, weil sein Bild auf den Opticuseintritt fällt.

Man vermutet, daß in den lichtempfindlichen Apparaten eine durch Licht zersetzbare Substanz, die sogenannte Sehsubstanz liegt, deren Zersetzung den Erregungsproceß auslöst.

I. Objektiv nachweisbare Veränderungen der Netzhaut durch Licht.

In der Netzhaut sind Veränderungen durch Licht nachgewiesen worden, deren Beziehung zur Erregung der Lichtempfindung freilich noch nicht klargestellt ist.

1. **Sehpurpur** (Rhodopsin) ist ein in den Stäbchenaußengliedern vorkommender roter Farbstoff, der durch Licht entfärbt wird, sich aber im Dunkeln wieder herstellt, sogar an ausgeschnittenen Augen (beim Kaninchen in $^1/_2$ Stunde, beim Frosch in 1—2 Stunden). Die Regeneration erfolgt vom Pigmentepithel aus. Der Sehpurpur kann mindestens nicht die alleinige Sehsubstanz sein, denn er fehlt in der Macula lutea des Menschen, also an der Stelle des direkten Sehens (siehe S. 235).

Der Sehpurpur kann durch eine wäßrige Lösung von gallensauren Salzen aus der frischen Netzhaut extrahiert werden. Es muß das im Dunkeln oder bei Natriumlicht geschehen, weil auch der extrahierte Sehpurpur durch Tageslicht gebleicht wird, nicht aber durch rotes oder gelbes Licht. Die Zusammensetzung des Sehpurpurs ist nicht bekannt.

2. Bei Fröschen sammelt sich das Pigment der Epithelschicht im Dunklen in den Zellkörpern an, bei Belichtung rückt es längs der Fortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen.

Das Pigment hat keine direkte Beziehung zum Zustandekommen der Lichtempfindung, denn pigmentfreie Individuen (Albino) können doch sehen.

3. Bei Fröschen und Fischen verkürzen und verdicken sich die Innenglieder der Zapfen nach Belichtung.

4. An belichteten Netzhäuten hat man gewisse elektrische Erscheinungen beobachtet, die in Zusammenhang mit der Erregung stehen, deren Ursache und Bedeutung aber noch unbekannt ist.

II. Lichtempfindung.

A. Intensität der Lichtempfindung.

Die Intensität der Lichtempfindung hängt ab:

1. von der Reizintensität. Die Intensität der Empfindung ist umso größer, je stärker das einwirkende Licht ist. Die Empfindlichkeit für Reizunterschiede entspricht dem Weberschen Gesetz (siehe S. 217);

2. von der Größe der beleuchteten Netzhautfläche. Ein kleines helles Objekt kann dunkler aussehen als ein größeres, weniger helles;

3. von der Dauer der Lichteinwirkung.

a) Anklingen der Lichtempfindung. Vom Beginne der Einwirkung eines Lichtreizes ab vergeht eine merkliche Zeit, etwa 0,16 Sek., bis die Lichtempfindung ihre größte Intensität erreicht hat. Daher sieht ein helles Licht, das sehr kurze Zeit einwirkt, dunkler aus als ein weniger helles, aber länger einwirkendes.

b) Abklingen der Lichtempfindung, positives Nachbild. Verschwindet ein Lichtreiz plötzlich, so hält die Lichtempfindung danach noch einige Zeit an. Diese Erscheinung wird positives Nachbild genannt. Hierauf beruht die bekannte Erscheinung, daß, wenn man im Dunkeln ein Stück glühender Kohle hin und her bewegt, nicht etwa das Stück als leuchtender Punkt immer gerade an dem Ort zu sehen ist, an dem es sich jeweils befindet, sondern daß man einen feurigen Streifen, entsprechend der Bahn des bewegten Kohlestücks, wahrnimmt. Es werden hiebei immer neue Netzhautstellen gereizt, bevor die Erregung in den anderen, früher gereizten, vollständig abgeklungen ist.

Die einzelnen Lichtempfindungen, die von einer Reihe schnell aufeinander folgender einzelner Lichtreize herrühren, verschmelzen infolge des An- und Abklingens zu einer gleichmäßigen Lichtempfindung. Jeder einzelne Reiz verstärkt, jedes lichtlose Intervall vermindert die Netzhauterregung um einen gewissen Betrag; bei hinreichend schneller Reizfolge sind die Erregungsschwankungen so klein, daß sie nicht mehr bemerkt

werden. Die Intensität der Lichtempfindung ist in diesem Falle geradeso groß, als bei dauernder Einwirkung eines entsprechend schwächeren Lichtes: Talbotscher Satz.

Nach kurzdauernder Belichtung klingt die Netzhauterregung nicht stetig ab, sondern es treten mehrere voneinander getrennte positive Nachbilder auf. Ueber die Zahl und das Verhalten dieser positiven Nachbilder lauten die Angaben der Autoren aber noch verschieden.

c) Ermüdung der Netzhaut. Negatives Nachbild oder Successivkontrast. Bei dauernder Einwirkung eines Lichtreizes nimmt die Intensität der Empfindung infolge Ermüdung der Netzhaut ab.

Eine ermüdete Netzhautstelle ist weniger erregbar als eine unermüdete. Fixiert man ein helles Objekt auf dunklem Grunde einige Zeit und blickt dann auf eine gleichmäßig helle Fläche, so sieht man letztere nicht gleichmäßig hell, sondern auf ihr eine dunkle Stelle, entsprechend dem vorher fixierten Objekt und der dadurch ermüdeten Netzhautstelle. Diese Erscheinung wird negatives Nachbild oder Successivkontrast genannt.

Auf Ermüdung und Erholung beruht auch die Anpassung der Netzhaut an verschiedene Helligkeiten oder die Adaptation. Tritt man aus einem hellen Raum in einen dunklen, so sieht man zuerst schlecht, weil die Netzhaut ermüdet ist; allmählich tritt durch Erholung der Netzhaut größere Erregbarkeit und daher besseres Sehen im Dunklen ein. Tritt man aus einem dunklen Raum in einen hellen, so wirkt das Licht zuerst blendend wegen der großen Erregbarkeit der Netzhaut, die allmählich durch Ermüdung vermindert wird;

4. von der Helligkeit der Umgebung des beobachteten Objekts.

Ein Licht sieht heller aus auf einem dunklen Grunde, als auf einem hellen (simultaner Kontrast). Dieser Kontrast ist am größten an der Grenze zwischen Hell und Dunkel (Randkontrast); z. B. erscheinen weiße Objekte auf dunklem Grunde von einem sehr dunklen Hofe umgeben.

Irradiation. Helle Gegenstände sehen auf dunklem Grunde größer aus, als sie sind. Das beruht entweder darauf, daß die Erregung von einer gereizten Netzhautstelle auf benachbarte ausstrahlt, oder darauf, daß infolge mangelhafter Abbildung das Bild der hellen Gegenstände durch Zerstreuungskreise vergrößert wird.

B. Qualität der Lichtempfindung.

Die Netzhaut wird nur erregt durch Strahlen, deren Wellenlänge zwischen 0,69 und 0,39 μ liegt. Diese sichtbaren Strahlen sind im Tageslicht enthalten.

Streng genommen kommen freilich nicht alle sichtbaren Strahlen im Tageslicht vor, es fehlen die den Fraunhoferschen Linien entsprechenden.

Das Tageslicht erregt die Empfindung **weiss**. Ein Weiß von geringer Intensität nennen wir **grau**. Gegenstände, die keine die Netzhaut erregenden Strahlen aussenden, sehen **schwarz** aus.

Die sichtbaren Strahlen sind umso brechbarer, je kleiner ihre Wellenlänge ist. Wenn man sie durch Brechung mittels eines Prisma voneinander trennt, bemerkt man, daß sie einzeln verschiedenartige Lichtempfindungen hervorbringen, die man **Farbenempfindungen** nennt.

So wird erzeugt die Empfindung:

Rot:	durch	Strahlen	von	0,69	μ	Wellenlänge
Orange:	„	„	„	0,64	„	„
Gelb:	„	„	„	0,59	„	„
Grün:	„	„	„	0,53	„	„
Blau:	„	„	„	0,46	„	„
Violett:	„	„	„	0,39	„	„

Die Farbenempfindungen entstehen jedoch nur bei mittlerer Intensität der einfachen oder homogenen Strahlen. Alle Strahlen, die bei mittlerer Intensität Farbenempfindungen hervorrufen, erscheinen bei sehr großer und sehr geringer Intensität farblos.

Purkinjesches Phänomen: Vermindert man die Intensität der homogenen Strahlen, so ändert sich ihre relative Helligkeit. Das spektrale Rot sieht bei mittlerer Intensität heller, bei sehr geringer dunkler aus als das Blau. Dies ist besonders mit dunkeladaptiertem Auge zu beobachten.

Mischfarben entstehen durch gleichzeitige Einwirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge auf die Netzhaut. Von den Mischfarben kommt eine, nämlich der durch Mischung von Rot mit Violett zu erhaltende Purpur nicht unter den Spektralfarben vor.

Die Mischfarben sehen weißlicher, d. h. weniger gesättigt aus, als die entsprechenden Spektralfarben. So liefern das spektrale Rot und Gelb gemischt ein Orange, das weißlicher aussieht, als das Orange des Spektrums.

Komplementärfarben heißen zwei Farben, deren Mischung die Empfindung Weiß gibt. Komplementäre Farbenpaare sind z. B. Rot und Grünblau, Orange und Blau, Gelb und Indigoblau, Grüngelb und Violett.

Die **Farbentheorien** führen die vielen verschiedenen Farbenempfindungen auf gleichzeitige, aber verschieden starke Erregung nur weniger Grundempfindungen zurück.

Die **Young-Helmholtzsche Theorie** nimmt drei Grundempfindungen an: Rot, Grün und Blau, die bei Einwirkung eines Lichtes immer gleichzeitig erregt werden, aber von den einzelnen homogenen Strahlen verschieden stark. Durch die verschiedenen Mischungen der Grundempfindungen kommen die verschiedenen Farbenempfindungen hervor. Gleich starke Erregung aller drei Empfindungen bewirkt die Empfindung „Weiß".

Die **Heringsche Theorie** der Gegenfarben nimmt sechs Grundempfindungen an, die in drei Gruppen zu je zwei Empfindungen eingeteilt werden und zwar: 1. Weiß und Schwarz, 2. Rot und Grün, 3. Blau und Gelb. Für jede Gruppe wird eine Sehsubstanz angenommen, deren Veränderung die Empfindung hervorbringt. Die Veränderung der Substanz kann von zweierlei Art sein: Die eine Art der Veränderung bewirkt die eine Empfindung, die andere, der ersten Art entgegengesetzte, bewirkt die andere Empfindung. Von den beiden einander entgegengesetzten Processen soll der eine die Dissimilation, der andere die Assimilation der Sehsubstanz sein.

Die Netzhaut ist nur in ihren centralen Teilen farbenempfindlich. Nach der Peripherie zu nimmt die Farbenempfindlichkeit ab. Die periphersten Teile sind farbenblind.

Außer der normalen Farbenblindheit in der Netzhautperipherie kommt auch pathologische Farbenblindheit der ganzen Netzhaut vor.

Die Farbenblindheit kann sein eine

1. totale, bei der jegliche Farbenempfindung fehlt und die Gegenstände nur farblos gesehen werden;

2. partielle Farbenblindheit.

Die partiell Farbenblinden haben bloß zwei Arten von Farbenempfindungen. Es kommen vor:

a) die häufigere Form, die Rot-Grün-Blindheit, bei der nur Blau uud Gelb empfunden, Rot und Grün aber farblos gesehen werden:

b) die Blau-Gelb-Blindheit, bei der nur Rot und Grün empfunden. Blau und Gelb farblos gesehen werden.

Die Rot-Grün-Blinden sind übrigens noch in zwei Gruppen einzuteilen. die sich unterscheiden durch typische Verschiedenheiten der fehlenden Farbenempfindungen. Die einen sehen Rot und Grüublau, die anderen Purpurrot und Grüngelb farblos.

Man führt das Wesen der Farbenblindheit zurück auf das Fehlen gewisser Grundempfindungen oder auf Veränderungen der Erregbarkeit der farbenempfindlichen Elemente.

Wahrscheinlich enthalten nur die Zapfen den farbenempfindlichen Apparat, während von den Stäbchen nur die Empfindung eines Weiß von geringer Intensität vermittelt wird, und zwar durch Zersetzuug des Sehpurpurs. Die Stäbchen allein werden wahrscheinlich schon durch Lichter von geringer Intensität erregt, die farblos erscheinen, weil sie die Zapfen noch nicht zu erregen vermögen. Mit den Stäbchen würden wir demnach hauptsächlich im Dunklen, mit den Zapfen vor allem im Hellen sehen. Diese Lehre stützt sich hauptsächlich auf folgende Beobachtungen:

Der Sehpurpur wird am stärksten zersetzt durch diejenigen Spektralfarben, welche bei geringer Intensität des Spektrums von den stäbchenhaltigen seitlichen Netzhautteilen am hellsten gesehen werden. Für die stäbchenfreie Fovea centralis gilt diese Uebereinstimmung nicht.

In der Dämmerung wird mit der Fovea centralis überhaupt schlechter gesehen, als mit den seitlichen Netzhautteilen.

Tiere mit nächtlicher Lebensweise haben nur Stäbchen, keine Zapfen.

Das negative Nachbild einer Farbenempfindung erscheint gefärbt in der entsprechenden Komplementärfarbe.

Ein farbiges Licht auf farblosem Grunde ruft einen farbigen simultanen Kontrast hervor; der Grund erscheint dem farbigen Licht komplementär gefärbt.

§ 3. Die Lichtwahrnehmung; das deutliche Sehen.

I. Sehen mit einem Auge.

Ortssinn der Netzhaut. Wir können die Gegenstände der Außenwelt deutlich und an ihrem Orte sehen, weil wir im stande sind, verschiedene leuchtende Objektpunkte getrennt voneinander zu unterscheiden. Die Unterscheidung verschiedener Objektpunkte ist ermöglicht durch den mosaikartigen Aufbau der Netzhaut aus Elementen, deren jedes eine gesonderte Empfindung vermittelt, wenn es durch einen auffallenden Lichtpunkt erregt wird. In der Fovea centralis darf jeder Zapfen als ein solches Element angesehen werden, in der Netzhautperipherie bilden dagegen immer mehrere Stäbchen und Zapfen zusammen ein Element.

Aus Erfahrung suchen wir die Lichtquelle, die ein lichtpercipierendes Element erregt hat, auf dem von diesem Element aus durch den Knotenpunkt gezogenen Richtungsstrahl (siehe S. 218 und 221) außerhalb des Auges. Sehen mit einem Auge orientiert daher über eine bestimmte Richtung, in der ein Objekt liegt.

Zwei verschiedene Objektpunkte werden dann gesondert gesehen, wenn ihre Bildpunkte auf zwei lichtempfindliche Elemente fallen, zwischen denen mindestens ein drittes liegt.

Sehschärfe ist der Grad der Fähigkeit, zwei verschiedene Objektpunkte gesondert zu sehen. Die Sehschärfe ist umso größer, je kleiner der Durchmesser der lichtempfindlichen Elemente oder je kleiner der „kleinste Gesichtswinkel" ist, bei dem die Objektpunkte noch einzeln erkannt werden. **Gesichtswinkel** ist der Winkel, den die von den Objektpunkten aus gezogenen Richtungsstrahlen miteinander bilden.

Man unterscheidet **direktes** und **indirektes Sehen.** Den direkt gesehenen Objektpunkt nennen wir **fixierten Objektpunkt** oder monokularen Blickpunkt. Indirekt sehen wir undeutlicher als direkt.

Die **Fovea centralis** dient dem direkten Sehen. Sie hat die größte Sehschärfe; mit ihr können unter günstigen Bedingungen

noch Objektpunkte gesondert gesehen werden bei einem Gesichtswinkel von 50 Sekunden, was einem Abstand der Bildpunkte auf der Netzhaut von etwa 4 μ entspricht.

Lageverschiedenheiten sind sogar noch unter kleinerem Gesichtswinkel zu erkennen. Wird z. B. von zwei senkrechten, übereinander stehenden Lichtlinien die obere gegen die untere in horizontaler Richtung verschoben um einen Betrag, der einem Gesichtswinkel von 10 Sekunden entspricht, so ist schon die Lageverschiedenheit der Linien wahrnehmbar.

Die peripheren Teile der Netzhaut dienen dem indirekten Sehen: sie haben geringere Sehschärfe.

Die Augenärzte nehmen als normal für die Fovea einen kleinsten Gesichtswinkel von 5 Minuten an, was für die von ihnen geübte Sehschärfebestimmung (Lesen von Buchstaben) auch zutrifft.

Die Sehschärfe ist umso geringer, je weniger hell die betrachteten Objekte sind. Für das Sehen in der Dämmerung ist die Sehschärfe der Fovea centralis geringer, als die der seitlichen Netzhautteile. Anderseits werden aber auch sehr helle Objekte weniger scharf gesehen wegen der starken Irradiation, die sie hervorrufen.

Die durch die Fovea gezogene Richtungslinie heißt **Gesichtslinie,** Sehachse oder Fixationslinie (siehe Fig. 25 G G'); auf ihr liegt der Objektpunkt, den man beim Sehen fixiert; sie fällt nicht mit der Augenachse zusammen, sondern ihr vorderes Ende weicht etwas nach innen von der Augenachse ab. Der von beiden gebildete Winkel wird „Winkel α" genannt, er beträgt etwa 7°.

Gesichtsfeld nennen wir die Fläche, in der sämtliche vom unbewegten Auge gesehenen Objektpunkte zu liegen scheinen; das Gesichtsfeld umfaßt also alle Richtungen, in denen das unbewegte Auge Gegenstände sehen kann. Seine Ausdehnung wird angegeben durch die Winkel, welche die von den Gesichtsfeldgrenzen zum Knotenpunkt gezogenen Linien mit der Gesichtslinie bilden. Das Gesichtsfeld hat eine Ausdehnung nach außen von 100°, innen und oben von 60°, unten von 70°. Zur Bestimmung des Gesichtsfeldes dient das Perimeter.

II. Die Augenbewegungen.

1. Bewegung eines Auges.

a) Allgemeines.

Die äußeren Augenmuskeln drehen den Augapfel um einen Punkt, der 13,6 mm hinter dem Hornhautscheitel auf der Augenachse liegt. Das Auge und sein Lager bilden ein Kugelgelenk.

Monokulares Blickfeld heißt das Gebiet, das sämtliche Objektpunkte umfaßt, die das bewegte Auge bei festgehaltenem Kopfe fixieren kann.

Primärstellung nennt man die Lage des Auges beim Blick geradeaus in die Ferne und bei aufrechter Kopfhaltung; die Gesichtslinie liegt in der Primärlage horizontal und parallel der Medianebene des Körpers. Bei einer gegebenen Lage der Gesichtslinie

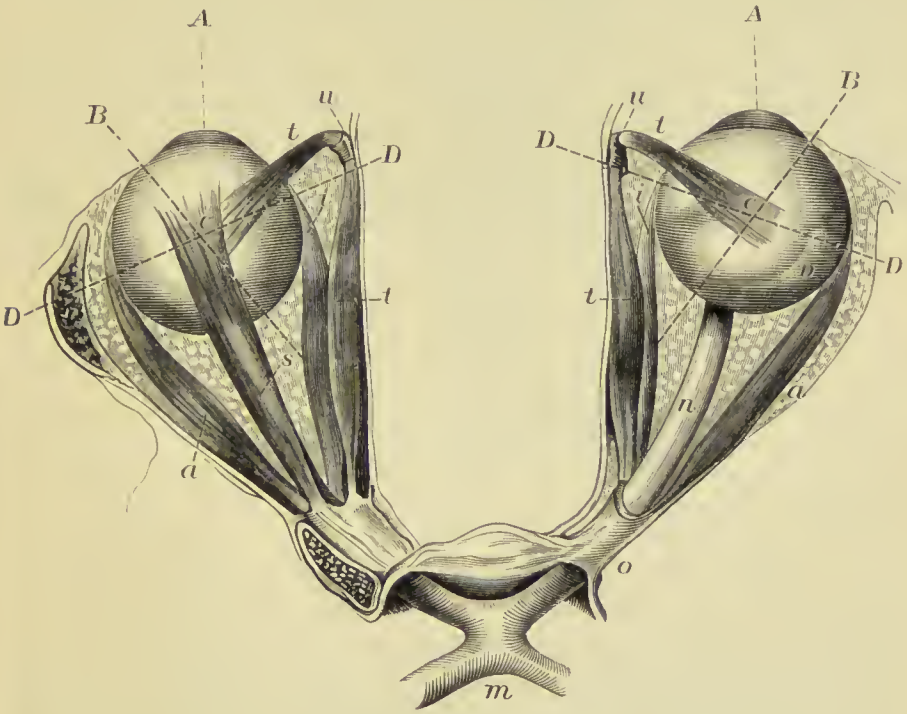


Fig. 32. Augenmuskeln und ihre Drehungsachsen am Augapfel nach Helmholtz. a: Rectus externus. s: Rectus superior. i: Rectus int. t: Obliqu. sup. u: Trochlea A: Augenachse. D D: Drehachse des Rectus sup. u. inf. B: Drehachse des Obl. sup. u. inf. v: Insertion des Obl. inf.

liegt zwar die mechanische Möglichkeit vor, daß das Auge noch beliebig viele Stellungen annehmen kann, indem es sich um die Gesichtslinie als Achse drehen würde. Tatsächlich aber sind beliebige Drehungen um die Gesichtslinie als Achse nicht möglich, weil für jede Lage der Gesichtslinie auch die ganze übrige Stellung des Auges eine bestimmte ist. Dies hat seinen Grund in der eigenartigen koordinierten Innervation der Augenmuskeln. Die Stellung des Auges für irgend eine Lage der Gesichtslinie ist so, als ob es aus der Primärlage in die betreffende Lage gekommen wäre durch

Drehung um die Achse, die zur primären und der betreffenden Lage der Gesichtslinie senkrecht steht.

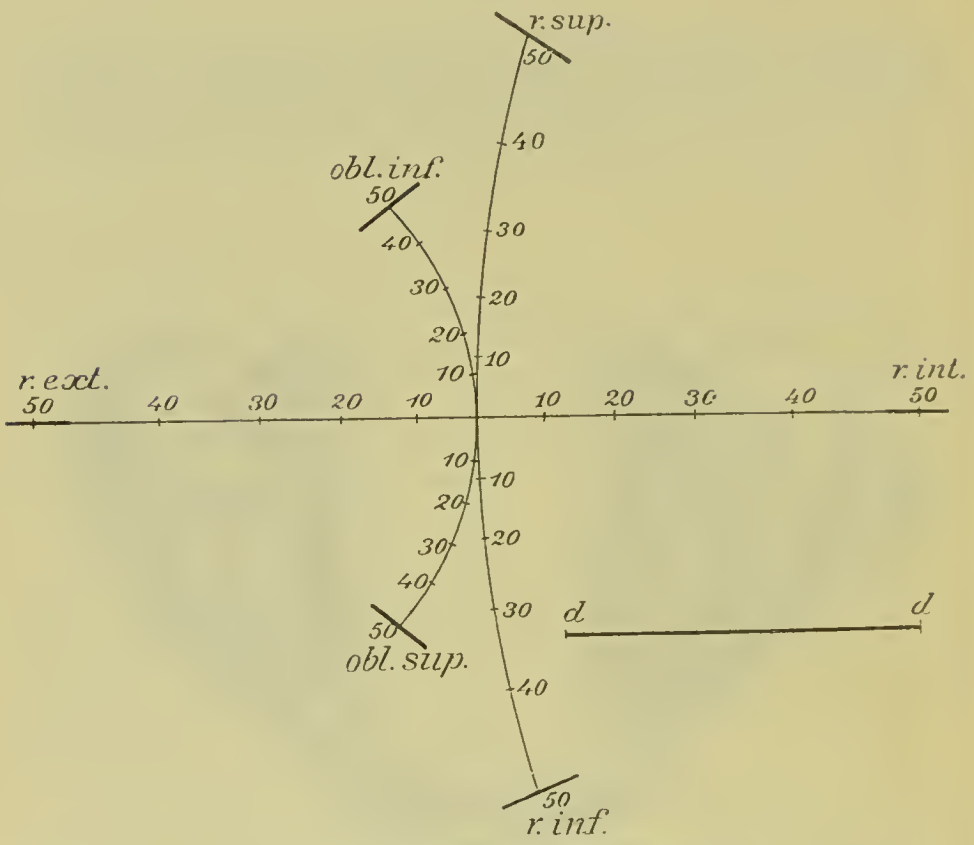


Fig. 33. Wirkung der Augenmuskeln.
Linien, die der Blickpunkt im Blickfeld beschreibt, wenn der Augapfel von den einzelnen Augenmuskeln aus der Primärlage gedreht wird. Die den Blickpunktbewegungen entsprechenden Drehungswinkel sind auf den Linien in Graden angegeben. Die Entfernung der Ebene der Zeichnung vom Drehpunkt des Auges ist gleich der Linie d d. Die Lage, welche der in Primärlage horizontale Meridian annimmt, ist am Ende jeder Linie angegeben.

b) Wirkung der einzelnen Muskeln (siehe Fig. 32 u. 33).

Die Lageveränderungen des Auges werden im folgenden angegeben durch:

1. Angabe der Verlagerung des Hornhautscheitels (Hebung. Senkung, Einwärtsbewegung oder Adduktion, Auswärtsbewegung oder Abduktion).
2. Angabe der Abweichung des in Primärlage senkrechten Hornhautmeridians von der Senkrechten (Meridiandrehung oder Raddrehung einwärts, wenn der obere Teil des Meridians zur Medianebene hingeneigt wird: Meridiandrehung oder Raddrehung auswärts, wenn dieser Teil von der Medianebene weg geneigt ist).

Es bewirken von der Primärlage aus:

der Rectus externus: Abduktion;
„ „ internus: Adduktion;
„ „ superior: Hebung, Adduktion u. Raddrehung einwärts;
„ „ inferior: Senkung, „ „ „ auswärts;
der Obliquus inferior: Hebung, Abduktion „ „ „
„ „ superior: Senkung, „ „ „ einwärts.

Die Wirkung der Muskeln wird noch erläutert durch Fig. 33.

c) Kombinierte Wirkung der Muskeln eines Auges.

Der Rectus superior und Obliquus inferior werden immer gleichzeitig (von einem nervösen Koordinationscentrum aus) innerviert, ebenso der Rectus inferior und Obliquus superior.

Die Sekundärstellungen: Abduktion, Adduktion, Hebung, Senkung, jede allein für sich, sind nicht von Raddrehungen begleitet. Bei der einfachen Hebung und Senkung wird die adducierende und raddrehende Wirkung des einen der beteiligten Muskeln durch die entgegengesetzte Wirkung des anderen aufgehoben.

Alle anderen Bewegungen (Tertiärstellungen) sind mit Raddrehung verknüpft, und zwar erfolgt die Raddrehung nach:

1. auswärts (O. inf.) bei Hebung (R. sup.) und Abduktion (R. ext.),
2. einwärts (R. sup.) bei Hebung (O. inf.) und Adduktion (R. int.),
3. einwärts (O. sup.) bei Senkung (R. inf.) und Abduktion (R. ext.),
4. auswärts (R. inf.) bei Senkung (O. sup.) und Adduktion (R. int.).

2. **Kombinierte Wirkung der Muskeln beider Augen.**

Beide Augen werden immer zusammen bewegt. Es werden gemeinschaftlich, von je einem Koordinationscentrum aus, innerviert:

1. Rect. sup. u. Obl. inf. beiderseits: Hebung beider Augen,
2. Rect. inf. u. Obl. sup. beiderseits: Senkung beider Augen,
3. Rect. ext. rechts u. Rect. int. links: Rechtswendung beider Augen,
4. Rect. int. rechts u. Rect. ext. links: Linkswendung beider Augen,
5. Rectus internus beiderseits: Konvergenz.

Mit der Konvergenz ist Akkommodation und Pupillenverengerung verknüpft.

Binokularer Blickpunkt heißt der von beiden Augen zusammen fixierte Punkt, in dem sich also die beiden Gesichtslinien schneiden. **Binokulares Blickfeld** heißt das Gebiet, das sämtliche Objektpunkte umfaßt, die von beiden Augen zusammen bei festgehaltenem Kopfe fixiert werden können.

Die monokularen Blickfelder der beiden Augen decken sich zwar größtenteils, aber nicht ganz. Das binokulare Blickfeld ist dagegen viel kleiner, als der beiden Augen gemeinschaftliche Teil der monokularen Blickfelder, weil die beiden Gesichtslinien nicht gleichzeitig auf jeden Punkt gerichtet werden können, auf den jede Gesichtslinie für sich gerichtet werden kann.

III. Sehen mit beiden Augen.

1. Einfachsehen mit beiden Augen.

Diejenigen Gegenstände der Außenwelt werden mit beiden Augen einfach gesehen, deren Bilder auf **identische Stellen** beider Netzhäute fallen. Identische Stellen beider Netzhäute sind demnach

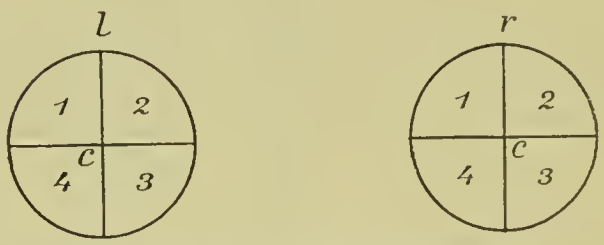


Fig. 34. Identische Netzhautstellen.
Die rechte (r) und linke (l) Netzhaut sind durch eine horizontale und eine senkrechte Linie, die durch die Foveae c hindurch gehen, in die Quadranten 1. 2. 3. 4 geteilt. Legt man die Punkte c und die entsprechenden Linien aufeinander, so decken sich die identischen Netzhautstellen.

solche Stellen, deren gleichzeitige Erregung das gesehene Objekt einfach erscheinen läßt.

Ein Paar identischer Netzhautstellen sind die beiden Foveae centrales, ferner je zwei Punkte der beiden Netzhäute, die von den beiden Foveae centrales gleichweit in gleicher Richtung entfernt sind (siehe auch Fig. 34).

Ein Objektpunkt, dessen Bildpunkte nicht auf identische Netzhautpunkte fallen, wird doppelt gesehen.

Fallen auf identische Netzhautstellen Bilder zweier verschiedener Gegenstände, so werden die beiden Objekte nicht gleichzeitig gesehen, sondern bald das eine, bald das andere, je nachdem die Aufmerksamkeit bald auf das eine, bald auf das andere gerichtet wird. Man nennt das Wettstreit der Sehfelder.

Der Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raume, die bei einer gegebenen Augenstellung einfach gesehen werden, heißt **Horopter** dieser Augenstellung.

Um den Horopter zu finden, zieht man bei der gegebenen Augenstellung von je einem Paar identischer Punkte durch die Knotenpunkte

Richtungslinien; wo zwei von einem Paar identischer Punkte kommende Richtungslinien sich schneiden, liegt ein Punkt, der einfach gesehen wird. Die Gesamtheit der so erhaltenen Punkte bildet den Horopter der betreffenden Augenstellung.

2. Wahrnehmung der Tiefendimension.

Das Sehen mit zwei Augen orientiert über zwei verschiedene Richtungen, in denen ein fixiertes Objekt liegt. Der Ort des Objekts ist der Durchschnittspunkt der beiden Gesichtslinien.

Betrachtet man einen Körper mit beiden Augen, so fallen auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene Bilder desselben, weil die beiden Augen den Gegenstand von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachten. Es fallen also jetzt nicht auf alle identische Netzhautstellen kongruente Bilder. Folglich kann nur ein Teil der Punkte des beobachteten Körpers einfach erscheinen, die übrigen werden doppelt gesehen. In unserer Vorstellung wird dadurch der Eindruck des Körperlichen erweckt.

Bietet man jedem Auge eine von seinem Standpunkte aus aufgenommene Abbildung ein und desselben Körpers dar, so sehen die Augen zusammen den abgebildeten Gegenstand körperlich. Vorrichtungen, durch die das geschieht, heißen **Stereoskope.**

Das Urteil über die Entfernung von Objekten gründet sich hauptsächlich darauf, daß wir den Grad der Anstrengung der äußeren Augenmuskeln und des Akkommodationsmuskels empfinden, die zur Fixierung des Objekts nötig war. Die Beurteilung der Größe eines Objekts geschieht durch Vergleich desselben mit einem anderen Objekt von bekannter Größe unter Berücksichtigung der Entfernung.

Fehler in der Beurteilung der Richtung und Entfernung von Objekten heißen optische Täuschungen.

Wird von zwei gleichgestalteten, aber verschiedenfarbigen Objekten das eine mit dem einen Auge, das andere mit dem anderen angesehen, so sieht man ein Objekt in der Mischfarbe: binokulare Farbenmischung.

Anhang.

1. Schutzorgane des Auges.

Der Augapfel wird vor schädlichen äußeren Einflüssen geschützt durch das Schließen der Augenlider, das durch den vom Facialis innervierten Orbicularis palpebrarum geschieht. Der Lidschluß erfolgt willkürlich oder reflektorisch. Der reflektorische Lidschluß tritt ein nach übermäßiger Belichtung der Netzhaut (Blinzeln) oder durch Reizung der Cornea und Conjunctiva.

Die freie Oberfläche des Auges wird durch die über sie fließenden Tränen feucht und rein gehalten. Die Tränen fließen aus dem Ausführungskanal der Tränendrüsen in den Konjunktivalsack und werden durch Lidschlag und Augenbewegungen in diesem verteilt. Auf diese Weise

hält der Lidschlag die Cornea feucht und rein. Aus dem Konjunktivalsack fließen die Tränen durch den Tränennasenkanal in die Nase.

Die Meibomschen Drüsen der Augenlider sind Talgdrüsen, deren Sekret den Lidrand einfettet. Dadurch wird ein Ueberfließen der Tränen über die Lider verhindert.

2. Blut- und Lymphcirkulation im Auge.

Das Blut tritt in das Auge:

1. durch die Arteria centralis retinae, die die Netzhaut mit Blut versorgt;

2. durch die Arteriae ciliares, die zur Aderhaut gehen.

Zwischen den Zweigen der Netzhaut- und der Ciliararterien bestehen Kommunikationen, besonders in der Nähe des Opticuseintritts.

Das Blut verläßt das Auge:

1. durch die Vena centralis retinae (aus der Netzhaut);

2. durch die Venae vorticosae (aus der Aderhaut).

Das Kammerwasser ist als Lymphe anzusehen, die in der hinteren Augenkammer von den Ciliarfortsätzen und der Rückseite der Iris abgeschieden wird. Der Abfluß des Kammerwassers erfolgt aus der vorderen Kammer im Winkel zwischen Hornhaut und Iris. Die Lymphe wird hier in ein venöses Gefäß resorbiert, den Canalis Schlemmii (siehe Fig. 27, s). Besondere Lymphbahnen für den Abfluß der Lymphe existieren im Auge nicht.

Der Glaskörper ist ein gallertiges Gewebe, bestehend aus einer alkalischen Flüssigkeit, die in ein Fachwerk feinster Häutchen eingeschlossen ist. Das Fachwerk besteht aus Kollagen; die Flüssigkeit enthält 1,3 % Trockensubstanz, darunter Spuren von Albumin und Globulin, dann ein Mucoid und schließlich 0,9 % Salze. Die Linse besteht aus Fasern, die als Zellen anzusehen sind; sie enthalten etwa 36 % Trockensubstanz, hauptsächlich einen globulinartigen Eiweißstoff (35 %).

Kapitel XXII. Das Ohr.

Das Ohr enthält das Gehörorgan und das Organ für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen.

§ 1. Das Gehörorgan.

Adäquater Reiz des Gehörorgans sind Schwingungen fester, flüssiger oder luftförmiger Körper, Schall genannt, weil sie, aufs Gehörorgan wirkend, Schallempfindung hervorrufen.

Der Schall wird in der Regel von den Schallerregern durch die Luft dem Ohre zugeleitet. Indessen kann die Schallleitung zum Ohre auch durch die Kopfknochen erfolgen, wenn man einen Schallerreger, z. B. eine Stimmgabel, mit den Kopfknochen in Berührung bringt.

1. **Die Schallleitung im Ohre zu den schallempfindlichen Apparaten** (vergl. Fig. 35).

a) **Die Schallleitung im äusseren Ohr.**

Der äußere Gehörgang (D Fig. 35) dient als Schalltrichter, der die Luftschwingungen durch Reflexion an seinen Wänden sammelt

und ungeschwächt dem Trommelfell C C zuleitet, das ihn nach innen abschließt. Die Ohrmuschel ist das Rudiment einer Verlängerung dieses Schalltrichters. Durch die zugeleiteten Luftschwingungen wird das Trommelfell in Mitschwingung versetzt.

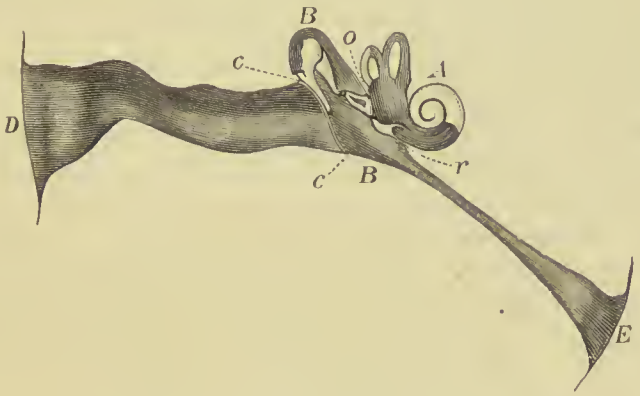


Fig. 35. Schema des Gehörorgans nach Helmholtz.
D: Aeußerer Gehörgang. CC: Trommelfell. BB: Paukenhöhle mit den Gehörknöchelchen. o: Fenestra ovalis. r: Fenestra rotunda. A: Schnecke. E: Tuba Eustachii.

b) **Die Schallleitung im Mittelohr.**

Das Mittelohr oder die Paukenhöhle (B B Fig. 35) ist ein lufthaltiger Hohlraum im Felsenbein, dessen äußere Wand vom Trommelfell gebildet wird, und dessen innere Wand eine Knochenfläche ist, in der sich zwei durch Membranen verschlossene Löcher, das runde und das ovale Fenster, befinden.

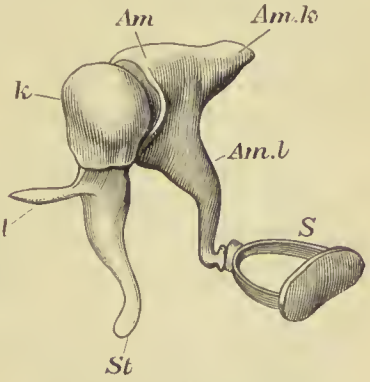


Fig. 36. Gehörknöchelchen.
St: Hammerstiel. k: Hammerkopf. l: Langer Fortsatz des Hammers. Am: Amboß. Am.k: kurzer, Am.l: langer Amboßfortsatz. S: Steigbügel.

Das Trommelfell ist mit der Membran des ovalen Fensters verbunden durch die Gehörknöchelchen, welche die Schwingungen des Trommelfells auf die Membran des ovalen Fensters übertragen. Die Gehörknöchelchen sind: Hammer, Amboß, Steigbügel (siehe Fig. 36). Der Hammerstiel St ist mit dem Trommelfell verwachsen, er liegt in dessen oberem senkrechten Radius. Vom Hammerhals gehen nach vorn und hinten Bänder zur Wand der Paukenhöhle, die Achsenbänder, die eine Bewegung des Hammers um eine ungefähr horizontale sagittale Achse gestatten. Der Hammerkopf k ist mit dem Körper des

Amboß verbunden durch ein Gelenk, in dem die Knochen allerdings nur wenig gegeneinander beweglich sind; insbesondere wird durch einen Sperrzahn die Bewegung der Knochen gegeneinander gehemmt, wenn der Hammerstiel nach einwärts bewegt wird.

Der Amboß Am hat zwei Fortsätze, einen nach hinten Am.k, der beweglich mit der hinteren Paukenhöhlenwand verbunden ist, und einen nach unten Am.l, dessen Spitze durch ein Sesambein mit dem Steigbügel S verknüpft ist. Die Fußplatte des Steigbügels ist verwachsen mit der Membran des ovalen Fensters (o Fig. 35).

Die Gehörknöchelchen bilden zusammen einen um die Hammerachse drehbaren Winkelhebel, dessen einer Arm der Hammerstiel ist, und dessen anderer Arm von der Achse zur Spitze des unteren Amboßfortsatzes geht und durch den Steigbügel mit der Membran des ovalen Fensters verbunden ist. Schwingt das Trommelfell transversal hin und her, so werden seine Schwingungen durch den Winkelhebel auf die Membran des ovalen Fensters übertragen.

Der Schallleitungsapparat des Mittelohrs ist so eingerichtet, daß er durch Schallschwingungen von sehr verschiedener Schwingungszahl in gleichem Maße in Mitschwingung versetzt wird.

Eine freie, flach ausgespannte Membran gibt, wenn sie angeschlagen wird, einen bestimmten Ton, dessen Höhe von der Größe und Spannung der Membran abhängig ist; sie gerät dann in besonders starke Mitschwingung, wenn in ihrer Nähe ein Ton von derselben Höhe wie ihr Eigenton erzeugt wird. Das Trommelfell hat keinen bestimmten Eigenton wegen seiner komplicierten Gestalt (trichterförmige Einziehung durch den eingelagerten starren Hammerstiel). Es kann durch viele verschiedene Töne in gleichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

Der Schallleitungsapparat des Ohres besitzt eine sehr vollkommene Dämpfung, d. h. er vollführt keine merklichen Nachschwingungen, wenn der Ton, der ihn in Mitschwingung versetzt hat, aufgehört hat, zu wirken.

An den Gehörknöchelchen inserieren folgende Muskeln:

1. Tensor tympani, der in einem parallel der Tuba Eustachii verlaufenden Knochenkanal liegt und mit seiner über einen Knochenvorsprung gebogenen Sehne am Hammerstiel ansetzt. Seine Kontraktion zieht den Hammerstiel nach innen und spannt das Trommelfell stärker. Er wird vom Trigeminus innerviert.

2. Stapedius, dessen Sehne von hinten her am Kopf des Steigbügels angreift. Er wird vom Facialis innerviert.

Die Funktionen der Muskeln sind noch nicht aufgeklärt. Sie haben vielleicht die Aufgabe, bei sehr starkem Schall den Schallleitungsapparat so zu fixieren, daß die Schwingungen geschwächt und die Gehörnerven nicht zu stark gereizt werden. Der Tensor tympani könnte aber auch durch stärkere Spannung des Trommelfells eine Anpassung an sehr hohe Töne bewirken. Dem Stapedius ist ferner die Funktion zugeschrieben worden, durch seine Kontraktion Entspannung des Trommelfells, mithin größere Schwingungen und so Anpassung an schwache Töne zu bewirken.

Von dem Grunde der Paukenhöhle geht in der Richtung nach vorn unten ein enger Kanal, die Tuba Eustachii (E Fig. 35), ab, die das Mittelohr mit dem Rachenraum verbindet. Die Paukenhöhle und Tuba Eustachii sind mit Schleimhaut ausgekleidet. Die Tuba Eustachii ist gegen den Rachenraum gewöhnlich geschlossen durch eine Schleimhautfalte. Sie wird bei jedem Schlucken für kurze Zeit geöffnet durch Kontraktion des Musculus tensor und M. levator palati mollis. Durch Oeffnen der Tuba findet ein Ausgleich des äußeren Luftdrucks mit dem Luftdruck in der Paukenhöhle statt, der für die normale Schallleitung im Mittelohr unerläßlich ist. Wenn infolge katarrhalischer Schwellung der Tubenschleimhaut die Oeffnung der Tube nicht mehr erfolgt, treten Gehörstörungen ein. Die Tubenschleimhaut trägt Flimmerepithel, das den Schleim in der Richtung zur Rachenhöhle hin bewegt.

c) **Die Schallleitung im inneren Ohr.**

Das innere Ohr oder Labyrinth ist ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum im Felsenbein, in dessen äußerer Wand das ovale und das runde Fenster sind.

Der vordere Teil des inneren Ohres ist die Schnecke (A Fig. 35), ein in $2\frac{1}{2}$ Windungen spiralig gewundener Kanal, der durch eine Scheidewand in zwei Gänge geteilt ist. An der Schneckenkuppe kommunicieren die Gänge, weil hier die Scheidewand unterbrochen ist (Helikotrema). Der eine Gang, die Scala vestibuli, öffnet sich an der Schneckenbasis nach dem mittelsten Teile des Labyrinths, dem Vestibulum zu, das von dem Mittelohr durch die Membran des ovalen Fensters getrennt ist. Der andere Schneckengang, die Scala tympani, endet an der Basis in dem runden Fenster (siehe auch Fig. 37 und 38).

Fig. 37. Durchschnitt der Schnecke.

Im Labyrinth geht also der Weg vom ovalen zum runden Fenster durch die Schneckengänge hindurch. Durch die Schwingungen der Membran des ovalen Fensters wird auch das Labyrinthwasser in Mitschwingung versetzt und zwar vorzugsweise in der Schnecke, weil durch die Schnecke der Weg vom ovalen Fenster zu der anderen nachgiebigen Stelle der Labyrinthwand, nämlich der Membran des runden Fensters führt. Nur dadurch, daß hier eine nachgiebige Stelle ist, wird eine Bewegung des Labyrinthwassers ermöglicht. Die Scheidewand des Schneckenkanals ist zum Teil membranös; die Schwingungen des Labyrinthwassers werden

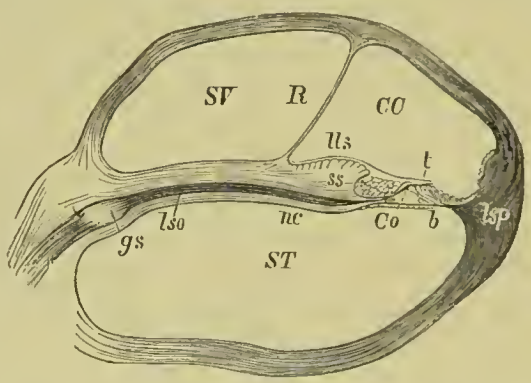


Fig. 38. Durchschnitt einer Schneckenwindung (nach Rauber).
SV: Scala vestibuli. ST: Scala tympani. CC: Scala media oder Canalis cochleae. lso: Lamina spiralis ossea. Von lls bis lsp: Lamina spiralis membranacea. b: Membrana basilaris. Co: Cortisches Organ. nc: Nervenbündel. R: Membrana Reißneri.

auf diese Membran übertragen. Diese Membran trägt nun die schallempfindlichen Apparate, die durch die Schwingungen erregt werden.

2. Die Schallempfindung.

a) Der schallempfindliche Apparat.

Die Scheidewand des Schneckenkanals besteht aus:

1. der Lamina spiralis ossea (lso, Fig. 38), die von der Achse (Modiolus) der Schnecke aus in den Schneckenkanal hineinragt:

2. der Lamina spiralis membranacea, die die Fortsetzung der Lamina ossea bis zur äußeren Schneckenwand bildet. Sie besteht aus der von parallelen Querfasern zusammengesetzten Basilarmembran (b) und dem auf dieser Basilarmembran aufgebauten schallempfindlichen Apparate, dem Cortischen Organ (Co). Letzteres besteht aus:

1. Den Cortischen Bögen (CC Fig. 39), d. s. je zwei S-förmig gekrümmte, auf der Basilarmembran stehende Pfeiler, ein innerer

und ein äußerer, die mit ihren oberen Enden einander zugeneigt und verbunden sind.

2. Den Cortischen Zellen oder Haarzellen (h), cylindrischen Zellen, von denen eine innen und 3—4 außen von jedem Bogen stehen. Sie tragen an ihrer freien Oberfläche Härchen, welche durch die Löcher der über den Zellen befindlichen Stützmembran, der Membrana reticularis, emporragen.

Das Cortische Organ wird bedeckt durch die Membrana tectoria (M. t.).

Die Membrana Reißneri (R Fig. 38), die von der Lamina spiralis ossea schräg nach oben geht und sich an die obere Schneckenwand anheftet,

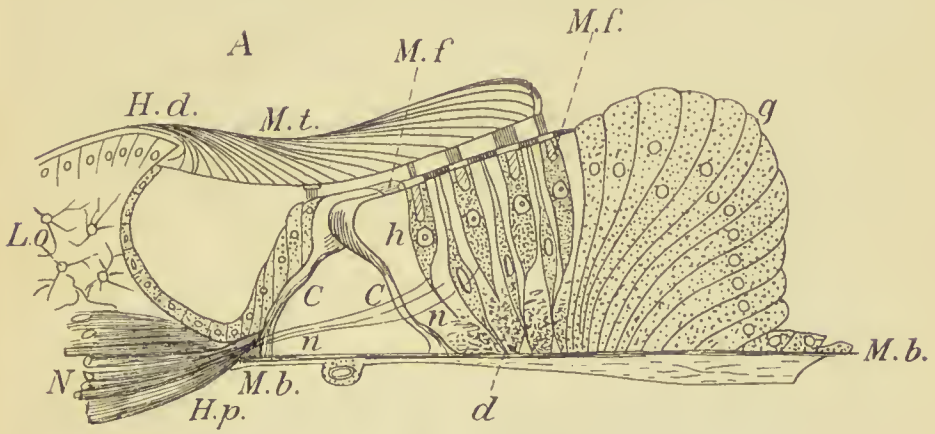


Fig. 39. Querschnitt der Lamina spiralis membranacea.
Lo: Lamina spiralis ossea. N: Nervus cochlearis. nn: Nervenfäden. CC: Cortische Bögen. M.t.: Membrana tectoria. M.b.: Membrana basilaris. h: Haarzellen. g: Stützzellen. M.f.: Membrana reticularis. d: Deiterssche Zellen. H.d.: Habenula denticulata. H.p.: Habenula perforata.

schließt den Raum, in dem sich das Cortische Organ befindet, den sogenannten Canalis cochleae (C C Fig. 38) gegen die Scala vestibuli ab. Der Canalis cochleae endigt an der Schneckenkuppe blindsackartig, an der Basis geht er über in den Binnenraum des häutigen Labyrinths.

Das übrige häutige Labyrinth (siehe Fig. 40) ist eine häutige Auskleidung des Vestibulums und des hinteren Teils des Labyrinths, der Bogengänge (siehe S. 250). Im Vorhof ist das häutige Labyrinth durch eine Einschnürung geteilt in zwei miteinander kommunicierende Säcke, den vorderen Sacculus und den hinteren Utriculus.

Das häutige Labyrinth ist erfüllt mit der Endolymphe, der Zwischenraum zwischen dem häutigen und knöchernen Labyrinth sowie die Scala vestibuli und tympani sind erfüllt mit der Perilymphe.

Der Nervus acusticus teilt sich in zwei Zweige:

1. Nervus cochlearis, der eigentliche Gehörnerv, tritt in die Achse der Schnecke ein, breitet seine Fasern fächerförmig in die

Lamina spiralis ossea aus; seine Fasern verbinden sich schließlich mit den Haarzellen des Cortischen Organs (siehe Fig. 39 N, n n).

2. Nervus vestibularis (siehe S. 251).

b) **Die Schallempfindung.**

Die Basilarmembran wird durch die Schwingungen der Perilymphe in Mitschwingung versetzt. Dabei werden wahrscheinlich mechanisch die Cortischen Zellen gereizt und dadurch wird die Schallempfindung hervorgebracht. Die Intensität der Schallempfindung ist abhängig von der Amplitude der Schwingungen.

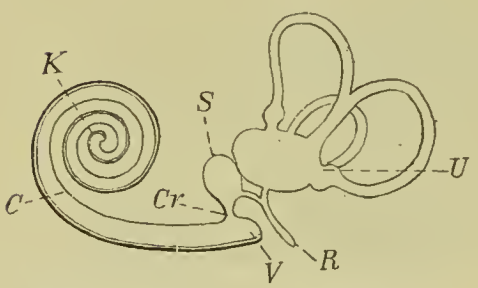


Fig. 40. Das häutige Labyrinth schematisch. U: Utriculus mit Bogengängen. S: Sacculus. C: Schnecke. K: Kuppelblindsack. v: Vorhofblindsack. Cr: Canalis reuniens. R: Ductus endolymphaticus.

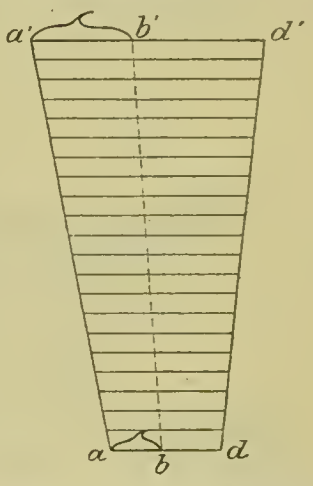


Fig. 41. Schema der abgewickelten Basilarmembran. a' d': Breite der Membran an der Kuppe. a d: an der Basis der Schnecke, a' b' und a b: Spannweite der Cortischen Bögen.

Die Qualität der Schallempfindung.

Die Schallempfindungen sind einzuteilen in Töne oder Klänge und Geräusche.

Die **Töne** oder Klänge kommen durch regelmäßige Schwingungen zu stande; wir unterscheiden sie hinsichtlich ihrer Höhe und Klangfarbe.

Die **Tonhöhe** hängt ab von der Häufigkeit der Schwingungen. Ein Ton ist umso höher, je größer seine Schwingungszahl in der Sekunde ist. Es werden gehört Töne, deren Schwingungszahl zwischen 11 und 50000 in einer Sekunde liegt, d. s. 12 Oktaven. Die in der Musik verwendeten Töne haben Schwingungszahlen zwischen 33 (Contra-C) und 4000 (viergestrichenes h), d. s. 7 Oktaven.

Um die Höhe eines Tones zu erkennen, genügt bei niedriger und mittlerer Tonhöhe schon die Einwirkung von 2 Schwingungen auf das Ohr. Für höhere Töne ist die Zahl der erforderlichen Schwingungen größer.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede der Töne ist bei verschiedenen Individuen verschieden groß. Sie hängt von Anlage und Uebung ab. Geübte Musiker erkennen bei mittlerer Tonhöhe noch einen Unterschied von 0,3—0,5 Schwingungen in 1 Sek.; bei tiefen und hohen Tönen ist die Unterschiedsempfindlichkeit geringer.

Die **Klangfarbe** der Töne.

Die meisten Töne entstehen nicht allein für sich, sondern sind begleitet von anderen mit ihnen entstehenden Nebentönen, die in der Regel höher sind, als der Grundton und dann Obertöne heißen. Jeder einzelne Ton des Tongemisches erregt für sich eine Tonempfindung. Dadurch entsteht eine Mischempfindung, die wir als Klang bezeichnen. Die Klangfarbe ist bei ein und demselben Grundton verschieden je nach Zahl und Stärke der begleitenden Obertöne.

Ertönen gleichzeitig zwei Töne, deren Schwingungszahl in einem einfachen Verhältnis (1 : 2; 2 : 3; 3 : 4; 4 : 5) zueinander stehen, so ist der entstehende Klang angenehm: Konsonanz; ertönen gleichzeitig Töne, deren Schwingungszahlen in einem weniger einfachen Verhältnis stehen, so ist der Klang unangenehm: Dissonanz.

Aus der Mischempfindung, die durch zwei oder mehrere gleichzeitig gehörte Töne entsteht, lassen sich sehr oft die einzelnen Komponenten getrennt voneinander heraushören. Man kann z. B. einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen.

Läßt man auf das Ohr zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig einwirken, so daß die von den beiden bewirkten Schwingungswellen abwechselnd mit Berg und Berg und mit Berg und Tal zusammenfallen, so hört man **Schwebungen** oder **Stösse**, d. s. periodisch an- und abschwellende Gehörsempfindungen.

Ist die Differenz der Höhe der beiden Töne eine größere, so hört man noch einen dritten Ton, dessen Schwingungszahl gleich der Differenz der Schwingungszahlen jener beiden Töne ist: **Differenzton.** Auch wird manchmal ein Ton gehört, dessen Schwingungszahl gleich der Summe der Schwingungszahlen jener Töne ist: **Summationston.** Differenz- und Summationston zusammen nennt man Kombinationstöne.

Die Wahrnehmung verschieden hoher Töne wird durch die Resonanztheorie von Helmholtz so erklärt: Die Basilarmembran stellt einen Bandstreifen dar, der von der Kuppe zur Basis der Schnecke an Breite abnimmt (siehe Fig. 41). Das Band ist infolge seines Aufbaues aus Querfasern in querer Richtung stärker gespannt als in der Längsrichtung und verhält sich bezüglich der Resonanz wie die Saiten eines Klaviers. Singt

man in ein Klavier bei aufgehobenem Dämpfer einen Ton hinein, so wird durch Resonanz diejenige Saite, deren Schwingungszahl gleich der des gesungenen Tones ist, in Mitschwingung geraten, die übrigen bleiben fast ruhig. Ebenso schwingt beim Auftreffen eines Tones auf die Basilarmembran der Abschnitt der Membran mit, dessen Schwingungszahl gleich der des Tones ist. Jeder Abschnitt, der isoliert schwingen kann, erregt nur die auf ihm befindlichen Cortischen Zellen, mithin nur einige Acusticusfasern gesondert von den anderen. Die zugehörigen Gehirnzellen haben als specifische Energie die Empfindung der bestimmten Tonhöhe.

Die Resonanztheorie vermag freilich noch nicht alle Tatsachen der Tonempfindung in einfacher Weise zu erklären. Schwierigkeiten bereiten ihr die Kombinationstöne, weil es bisher nicht gelungen ist, Resonatoren durch diese Töne in Mitschwingung zu versetzen.

Man hat deshalb die Resonanztheorie durch andere Theorien zu ersetzen versucht. Unter anderen findet sich in neuerer Zeit die Ansicht vertreten, daß jeder Ton auf der ganzen Basilarmembran stehende Schwingungen erzeuge, deren Lage bei den verschiedenen Tönen verschieden ist, so daß also von den verschiedenen Tönen verschiedene Cortische Organe erregt werden könnten.

Geräuschempfindungen kommen durch unregelmäßige Schwingungen zu stande.

Dabei soll bald diese, bald jene Stelle der Basilarmembran in Mitschwingung versetzt werden.

Zwei wechselweise angegebene Töne werden noch isoliert wahrgenommen, ohne zu einem Akkorde zu verschmelzen, wenn die Dauer des einzelnen Tones dabei 0,03—0,04 Sek. beträgt; daraus folgt, daß die Abklingezeit der Tonempfindung kleiner als 0,03 Sek. sein muß.

Die Beurteilung der Richtung und Entfernung, aus der der Schall kommt, ist sehr unvollkommen. Zur Beurteilung der Richtung kann das Hören mit beiden Ohren dienen. Der Schall scheint von der Seite zu kommen, auf der das stärker erregte Ohr sich befindet.

§ 2. Das Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen.

Der hintere Teil des knöchernen Labyrinths wird von den drei Bogengängen (Canales semicirculares) gebildet, drei C-förmig gekrümmten Knochenröhren, die vom Vestibulum ausgehen und wieder in ihm münden. Jeder Kanal besitzt an einem der beiden Enden eine erweiterte Mündung (Ampulle). Der seitliche Bogengang liegt in einer horizontalen Ebene, der obere und der hintere stehen in vertikalen Ebenen, und zwar ist die Ebene des oberen von vorne außen nach hinten innen, die des hinteren von vorne innen nach hinten außen gerichtet. Die drei Ebenen, in denen die Bogengänge liegen, stehen also aufeinander senkrecht.

Die Bogengänge sind mit dem häutigen Labyrinth (siehe S. 247)

ausgekleidet. Die Wand des häutigen Labyrinths ist verdickt an je einer Stelle im Utriculus und Sacculus (Maculae acusticae utriculi et sacculi) und an Leisten in den Ampullen (Cristae acusticae). Die Epithelzellen, die die Innenwand des häutigen Labyrinths auskleiden, sind an den Maculae und Cristae umgebildet zu Haarzellen, deren Haare in das Innere des häutigen Labyrinths hineinragen. Diese Haarzellen stellen ein Neuroepithel dar, das mit Acusticusfasern verbunden ist. Zu der Macula sacculi geht ein Zweig des Nervus cochlearis, zu der Macula utriculi und den Cristae der Nervus vestibularis.

Den beiden Maculae liegt eine dünne gallertige Membran auf, die Otolithenmembran, deren Oberfläche kleine Hörsteine (Otolithen, aus kohlensaurem Kalk bestehend) trägt.

Die Nervenfasern des Acusticus, welche zu diesen Teilen des Labyrinths gehen, sind nicht Hörnerven, sondern sie dienen für die Wahrnehmung der Haltung und Bewegung des Kopfes. Ihr Neuroepithel wird mechanisch gereizt, und zwar das Neuroepithel der Maculae durch den Zug, den die Otolithen ausüben, das Neuroepithel der Cristae dagegen durch Flüssigkeitsverschiebungen in der Endolymphe, die bei Kopfdrehungen entstehen.

Die Gleitrichtung der Otolithen ist bei den beiden Otolithenorganen verschieden; der Otolith des Sacculus gleitet in vertikaler, der des Utriculus in horizontaler, schräg sagittaler Richtung. Der zur Erregung des Maculaepithels notwendige Zug wird hervorgebracht entweder durch die Schwere des Otolithen, oder bei geradlinigen Bewegungen des Kopfes durch das Zurückbleiben des trägen Otolithen.

Die zur Erregung des Cristaepithels nötige Flüssigkeitsverschiebung wird durch das Zurückbleiben der trägen Flüssigkeit bei den Kopfdrehungen bewirkt.

Wegen der verschiedenen Gleitrichtung der Otolithen und der verschiedenen Lage der Bogengangebenen kommt bei verschiedener Stellung resp. Bewegung des Kopfes Erregung verschiedener Nervenendigungen zu stande.

Von den Bogengängen und Otolithenorganen aus werden zum Teil jene reflektorischen koordinierten Bewegungen ausgelöst, die zur Erhaltung der normalen Kopfstellung und des Körpergleichgewichts dienen. Auch kompensatorische Augenbewegungen (S. 205) werden von den Bogengängen ausgelöst.

Zerstörung der Bogengänge bei Tieren hat Störungen in der normalen Haltung und Bewegung des Kopfes und des ganzen Körpers (Zwangshaltungen und -bewegungen) zur Folge; ferner treten Schwächung der Energie und des Tonus der Skelettmuskeln und Schädigung des Muskelgefühls auf.

Bei Taubstummen, bei denen oft die Bogengänge und Otolithenorgane mit erkrankt sind, fehlen auch oft manche kompensatorische Bewegungen,

sowie das Vermögen, ein richtiges Urteil über die Vertikalrichtung abzugeben.

Abnorme Reizung der Otolithenorgane und Bogengänge bewirkt Schwindelerscheinungen. In dieser Weise kommt auch die Seekrankheit zu stande. Tiere, denen diese Organe entfernt sind, werden nicht mehr seekrank.

Kapitel XXIII. Geruchssinn.

Das Geruchsorgan liegt in der Regio olfactoria der Nasenschleimhaut (oberste Teile der Nasenscheidewand, obere Muschel, oberer Teil der mittleren Muschel). Es besteht aus Stäbchen, die zwischen den Epithelzellen liegen und außen in feinen Härchen, den Riechhärchen, frei endigen (siehe

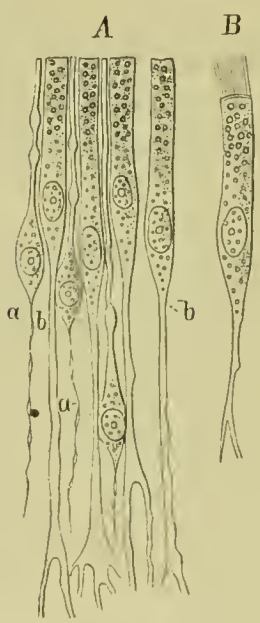


Fig. 42 (nach M. Schultze).
A: Epithel der Riechschleimhaut. a a: Riechzellen. b b: Stützzellen. B: Flimmerepithelzelle vom Rande der Regio olfactoria.

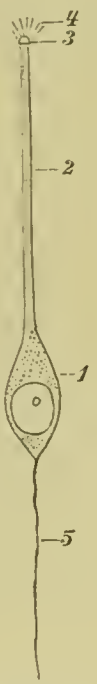


Fig. 43 (nach v. Brunn). Riechzelle des Menschen.
1: Zellkörper mit Kern. 2: Peripherer Fortsatz. 3: Endkegel. 4: Riechhärchen. 5: Centraler Fortsatz (Beginn einer Olfactorinsfaser).

Fig. 42 und 43), nach innen aber verbunden sind mit den Riechzellen, deren Achsencylinder durch die Siebbeinplatte in den Bulbus olfactorius übergehen (siehe S. 213).

Adäquater Reiz des Geruchsorgans sind Gase, die hauptsächlich mit dem Einatmungsstrom in die Nase gelangen und in die Regio olfactoria diffundieren.

Die Reizschwelle ist für manche riechende Gase sehr gering; es genügt z. B. von Moschus und Buttersäure 1 Milliontel Milligramm in 1 Liter Luft zur Erregung der Geruchsempfindung, von Mercaptan sogar noch weniger.

Das Geruchsorgan ermüdet für einen Reiz sehr schnell.

Wenn das Geruchsorgan für einen bestimmten Geruch völlig erschöpft ist, so kann es doch für andere Gerüche leistungsfähig geblieben sein.

Der Geruchssinn hat eine große Zahl verschiedener Empfindungsqualitäten, die aber noch nicht zu klassificieren sind. Mischgerüche kommen vor bei Einwirkung zweier oder mehrerer riechender Stoffe auf das Geruchsorgan. Manche Gerüche vermögen sich gegenseitig vollständig aufzuheben.

Aetzende Gase bringen Tastempfindungen in der Nasenschleimhaut hervor, welche die Geruchsempfindungen begleiten können.

Kapitel XXIV. Geschmackssinn.

Das Geschmacksorgan besteht aus den Geschmacksknospen oder Schmeckbechern, becherförmigen Gebilden, die eine Oeffnung nach der Mundhöhle zu haben und spindelförmige Zellen enthalten (siehe Fig. 44 und 45). Die Verästelungen der zutretenden Nervenfasern endigen zwischen diesen Zellen. Schmeckbecher finden sich im Epithel der Papillae circumvallatae, foliatae

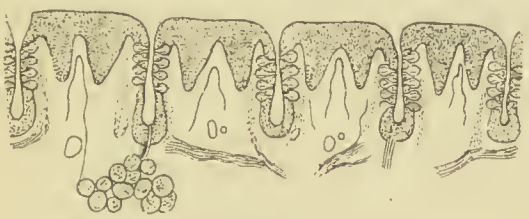


Fig. 44. Querschnitt durch die Geschmackspapillen der Zunge, in denen die Geschmacksknospen liegen.

und einiger fungiformes der Zunge, dann im weichen Gaumen und in den hinteren Gaumenbögen. Geschmacksnerv ist der Glossopharyngeus, dessen Fasern zum Teil direkt, zum Teil durch die Jacobsonsche Anastomose und den Lingualis zum Geschmacksorgan gehen (siehe S. 214).

Adäquater Reiz des Geschmacksorgans sind flüssige, gelöste oder wenigstens im Speichel lösliche Substanzen.

Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt von der Konzentration der Lösungen ab. Für verschiedene schmeckende Stoffe ist die Reizschwelle verschieden. Z. B. beträgt die erforderliche Konzentration

für Aloëextrakt . . . 1 : 900000,
„ Schwefelsäure . . . 1 : 100000,
„ Kochsalz . . . . 1 : 426,
„ Rohrzucker . . . 1 : 100.

Die Empfindlichkeit der Geschmacksorgane ist übrigens in den verschiedenen Teilen der Zunge eine verschiedene.

Die Intensität der Geschmacksempfindung ist ferner umso größer, je größer die gereizte Schleimhautfläche ist. Die Erregung der Geschmacksempfindung wird begünstigt durch Reiben der Zunge am Gaumen.

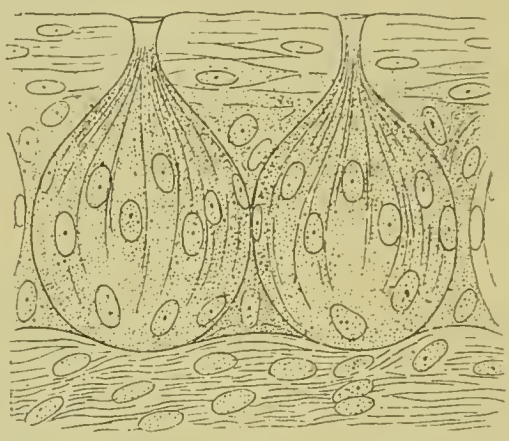


Fig. 45. Geschmacksknospen bei stärkerer Vergrößerung.

Die vorteilhafteste Temperatur zum Schmecken liegt zwischen 10 und 35° C. Heißes und kaltes Wasser heben vorübergehend den Geschmack auf.

Es gibt vier Qualitäten der Geschmacksempfindung:

1. süß: bewirkt durch Zucker, mehrwertige Alkohole, Saccharin, Chloroform u. s. w..
2. bitter: „ „ Alkaloide, Bittersalz,
3. salzig: „ „ manche Neutralsalze,
4. sauer: „ „ Säuren.

Auch Mischempfindungen zweier oder mehrerer Geschmacksqualitäten kommen vor.

Durch Cocaïn wird der Geschmackssinn besonders für „bitter", durch die Gymnemasäure für „süß" aufgehoben.

Die Geschmacksempfindung wird oft begleitet von Tastempfindungen („herber Geschmack") und Geruchsempfindungen („Geschmack des Weinbouquets"). Auch der sogenannte „alkalische" und der „metallische" Geschmack beruhen auf Geruchsempfindungen.

Kapitel XXV. **Hautsinn.**

Die hier abzuhandelnden Sinnesorgane finden sieh hauptsächlieh in der äußeren Haut, erstrecken sieh aber auch noch über einen Teil der an die Haut angrenzenden Schleimhäute von Mund, Rachen, Nase, Conjunctiva, After, Scheide und Urethra. Eine Art von diesen Sinnesorganen kommt nieht nur in der Haut und in der Schleimhaut vor, sondern findet sich aueh in anderen Organen des Körpers; das sind die Sehmerzsinnesapparate.

Die Organe des Hautsinns. Die Hautsinnesorgane liegen in den Endigungen sensibler Nerven in der Haut. Diese Endigungen sind folgende:

1. Freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen.
2. Nervenkränze der Haare, welche die Haarbälge dicht unter der Mündung der Talgdrüsen umgeben.
3. Tastzellen, d. s. Zellen in den tiefsten Schichten der Epidermis und den angrenzenden Schichten der Lederhaut, an welche sieh marklose Nervenfasern anlegen.
4. Endkolben, d. s. cylindrische oder ovale Körperehen, bestehend aus einer bindegewebigen Hüllc mit körnig aussehender, gallertiger Innensubstanz, in der die hinzutretenden Nervenfasern endigen. Hieher gehören:
   a) Meißners Tastkörperehen, elliptische, quergestreifte Gebilde, in denen die Nervenendigungen ein kompliciertes Geflecht bilden.
   b) Krauses Endkolben, cylinderförmige Gebilde, in denen der hinzutretende Achseneylinder gerade gestreckt verläuft und frei endigt.
   c) Nervenknäuel oder Genitalnervenkörperchen, ovale, nicht quergestreifte Körperchen, die im übrigen ähnlich den Tastkörperchen gebaut sind.
   d) Ruffinische Endkolben, von cylindriseher Gestalt, großen Dimensionen, und von tiefer Lage.
   e) Vater-Pacinisehe Körperchen, deren Hülle aus einer großen Zahl ineinander geschachtelter Lamellen besteht.

1. Die Qualitäten des Hautsinns.

Es gibt vier Qualitäten von Hautsinnesempfindungen, nämlich Tast-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindung.

Die verschiedenen Qualitäten sind in verschiedenen Punkten der Haut lokalisiert. Es gibt Punkte, deren isolierte Erregung nur Tastempfindung auslöst, sogenannnte Tastpunkte; ferner gibt es davon unterscheidbare Wärmepunkte, Kältepunkte, Schmerzpunkte.

Die vier Arten von Sinnespunkten sind nicht auf der ganzen Körperoberfläche glcichmäßig verteilt. Manehe von ihnen fehlen an einigen Stellen. Z. B. enthält die Mitte der Cornea nur Schmerzpunkte, keine Tast-, Wärme- und Kältepunkte. Der Rand der Cornea und die Conjunctiva bulbi enthalten Sehmerz- und Kältepunkte, dagegen keine Wärme- und Tastpunkte, ebenso die Glans penis. Dagegen ist ein Teil der Wangenschleimhaut frei von Schmerzpunkten.

Da, wo die vier Sinnespunkte alle zusammen vorkommen, finden sich im allgemeinen innerhalb einer gegebenen Fläehe am spärliehsten die

Wärmepunkte, weniger selten die Kältepunkte, wesentlich dichter die Tastpunkte und am allerengsten zusammengedrängt die Schmerzpunkte.

Das Kind wird mit der vollen Ausstattung an Hautsinnesnerven geboren, deren Endapparate daher hier viel dichter liegen, als beim Erwachsenen. Hautnarben enthalten in der Regel nicht mehr die Hautsinnesapparate, ausgenommen die Schmerzpunkte.

a) Die Tastempfindung.

Adäquater Reiz für die Tastsinnesorgane ist ein auf die Haut ausgeübter Druck. Ueber die Art der Erregung der Nervenendigungen durch den Druck ist nichts Sicheres bekannt. Erregung der Tastapparate findet nur da statt, wo gedrückte und nicht gedrückte Hautstellen aneinander grenzen, wo also ein Druckgefälle existiert.

Taucht man z. B. einen Finger in Quecksilber, so hat man an den tief eingetauchten Hautstellen keine Tastempfindung, wohl aber in dem Kreis, der an der Grenze zwischen Quecksilber und Luft liegt.

Ebenso wie durch Druck kann auch durch einen an der Haut ausgeübten Zug Tastempfindung ausgelöst werden. Wird der Zug nur an einer sehr kleinen Hautfläche, etwa nur an einem Tastpunkt ausgeübt, so ist die entstandene Tastempfindung genau gleich der durch Druck bewirkten. Erst bei Reizung größerer Flächen können wir Druck und Zug unterscheiden.

Die Organe für den Tastsinn sind die Haarnervenkränze und die Meißnerschen Körperchen, aus folgenden Gründen:

1. An behaarten Körperstellen liegt dicht neben der Austrittsstelle jedes Haares ein Tastpunkt. Das Haar dient als Tastapparat: es stellt einen zweiarmigen Hebel dar, dessen kurzer Arm in der Haut dem sensiblen Apparat anliegt, während der lange Arm dem Reiz zum Angriff dient.

2. An unbehaarten Körperstellen entsprechen die Tastpunkte der Verteilung der Meißnerschen Körperchen.

Die Zahl der Tastpunkte ist an verschiedenen Hautstellen verschieden. Auf dem Handteller kommen 40—50 auf 1 cm^2.

Die Reizschwelle, d. i. der geringste zur Auslösung einer Tastempfindung nötige Druck, hängt ab:

1. von dem Reizorte. Am empfindlichsten sind Lippen, Fingerspitzen und Stirn. Für die Fingerspitze wird bei Reizung einer Fläche von 1 mm^2 die Reizschwelle zu 0,03 g angegeben. Am wenigsten empfindlich sind Hautstellen mit dicker Epidermis, z. B. die Schwielen der Fußsohle;

2. von der Größe der gereizten Fläche:

Mit wachsender Reizfläche nimmt die Reizschwelle zuerst schnell ab, dann wieder langsam zu.

3. von der Geschwindigkeit der Reizeinwirkung.

Die Reizschwelle ist bis zu einer gewissen Grenze umso kleiner, je schneller der Druck auf die Haut ausgeübt wird.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für zwei verschieden große Druckreize entspricht bei mittleren Belastungen dem Weberschen Gesetze (siehe S. 217); die Unterschiedsschwelle beträgt hier etwa $^1/_{30}$ des einwirkenden Gewichts, d. h. man kann zwei Gewichte noch als verschieden schwer erkennen, wenn sie sich verhalten wie 29 : 30.

Für sehr geringe und sehr große Lasten soll das Webersche Gesetz nicht gelten.

Die Tastempfindung klingt sehr schnell an und ab. Man kann daher 460 einzelne Reizungen in der Sekunde noch gesondert voneinander unterscheiden.

b) und c) **Die Wärme- und Kälteempfindung.**

Sie entstehen entweder, wenn bei gleichbleibender Wärmeabgabe von der Hautoberfläche die Wärmezufuhr zur Haut vermehrt oder vermindert wird, oder wenn bei gleicher Wärmezufuhr die Abgabe vermindert oder vermehrt wird. Letzteres ist der Fall bei Berührung der Haut mit warmen oder kalten Gegenständen. Temperaturempfindungen werden demnach hauptsächlich durch Veränderungen der Hauttemperatur ausgelöst, weniger durch bleibende höhere oder niedrigere Temperaturen.

Bemerkenswert ist, daß eine paradoxe Kälteempfindung unter Umständen auftreten kann bei Berührung eines Kältepunkts mit einem heißen Gegenstand. Durch die gleichzeitige Reizung von Wärme- und Kältepunkten wird die Empfindung „heiß“ hervorgerufen.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für Temperaturdifferenzen ist am größten für Gegenstände, deren Temperatur zwischen 27 und 33° C. liegt. Man kann hier noch Temperaturdifferenzen von $^1/_{20}$° unterscheiden. Für höhere und niedrigere Temperaturen ist das Unterscheidungsvermögen geringer.

Als Organe für den Kältesinn dienen wahrscheinlich die Krauseschen Endkolben, für den Wärmesinn die Ruffinischen Nervenendigungen, vielleicht auch manche der Genitalnervenkörperchen.

d) **Die Schmerzempfindung.**

Die Erregung der Schmerzpunkte kann durch verschiedenartige Reize hervorgebracht werden. Druck- und Temperaturreize müssen, um Schmerzempfindung hervorzurufen, größer sein, als um Tast- und Temperaturempfindungen zu bewirken.

Die Sinnesorgane für den Schmerzsinn sind wahrscheinlich die freien Nervenendigungen in der Epidermis. In der Mitte der Cornea, die nur Schmerzpunkte enthält, finden sich nur freie Nervenendigungen.

Die Schmerzempfindung klingt langsamer an und ab, als die Tast- und Temperaturempfindung. Bei kurzdauernder Reizung kann man daher wahrnehmen, daß die Schmerzempfindung erst nach der Tast- oder Temperaturempfindung auftritt. Man kann die von schnell aufeinander folgenden Reizen ausgelösten Schmerzempfindungen nicht mehr gesondert voneinander unterscheiden, wenn mehr als 20 Reize in 1 Sek. einwirken.

2. Die Lokalisation der Empfindungen in der Haut. Der Ortssinn.

Die vom Hautsinn herrührenden Empfindungen sind verknüpft mit der Wahrnehmung eines bestimmten Ortes der Haut. Wir vermögen auf Grund dessen den gereizten Ort anzugeben.

Als Maß des Lokalisationsvermögens dient die Raumschwelle, d. i. die kleinste Distanz, bei welcher zwei gereizte Hautpunkte noch unterschieden werden können. Das Lokalisationsvermögen ist bisher hauptsächlich für den Tastsinn untersucht worden.

Die Raumschwelle fällt verschieden aus, je nachdem man die beiden Hautpunkte gleichzeitig oder nacheinander reizt.

Die Raumschwelle bei Simultanreizung oder die Simultanschwelle ist an verschiedenen Hautbezirken verschieden; sie beträgt

an der Zungenspitze	1 mm,	an der Stirn	22 mm
„ „ Fingerkuppe	2 „	am Handrücken	31 „
„ „ Lippe . .	4,5 „	„ Oberarm u. Oberschenkel	68 „

Die Raumschwelle bei Successivreizung oder die Successivschwelle ist viel kleiner als die Simultanschwelle; sie ist gleich dem Abstand der einzelnen Tastpunkte voneinander. Für Successivreizung hat also jeder einzelne Tastpunkt seinen besonderen Ortswert.

Empfindungskreis heißt ein Hautbezirk, innerhalb dessen zwei gereizte Punkte nicht mehr getrennt wahrgenommen werden. Die Empfindungskreise sind demnach bei Successivreizung kleiner, als bei Simultanreizung.

Kapitel XXVI. **Organempfindungen.**

Die Organempfindungen sind Empfindungen, welche dadurch entstehen, daß durch innere Vorgänge die in den Organen befindlichen sensiblen Nerven gereizt werden.

Hier ist zu erwähnen:

1. Von allen Organen des Körpers können Schmerzempfindungen ausgehen. Die Qualität dieser Sinnesempfindung ist gleich der Hautschmerzempfindung. Das Lokalisationsvermögen für den Schmerz in den Organen ist aber ein sehr unvollkommenes.

2. Die Empfindung der Muskelspannung; sie ermöglicht uns, das Gewicht gehobener Gegenstände zu schätzen. Die Muskelsensibilität ist zu messen durch die Bestimmung der Genauigkeit, mit der gehobene Gewichte geschätzt werden.

Diese Empfindung kommt zu stande durch Reizung der sensiblen Nerven nicht nur in den Muskeln, sondern auch in den zugehörigen Sehnen. Die Sehnennerven scheinen sogar größere Bedeutung für die Empfindung der Spannung zu haben, als die Muskelnerven, welch letztere eher Empfindungen vermitteln, die über den Grad der Leistungsfähigkeit der Muskeln Aufschluß geben (Ermüdungsempfindung).

3. Die Wahrnehmung der Lage der Glieder des Körpers wird wahrscheinlich wesentlich durch die Gelenksensibilität vermittelt, die als dem Tastsinn der Haut verwandt anzusehen ist.

Muskel-, Sehnen- und Gelenksensibilität zusammen orientieren über die Stellungen und Bewegungen unseres Körpers.

Centripetale Fasern aus Muskeln, Sehnen und Gelenken vermitteln auch reflektorisch koordinierte Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts. Es treten Störungen in diesen Bewegungen ein, wenn jene centripetalen Bahnen leitungsunfähig geworden sind, z. B. bei Rückenmarkschwindsucht (siehe S. 194).

Die Endigungen der centripetalen Nerven, welche diese Empfindungen vermitteln, sind wahrscheinlich die Vater-Pacinischen Körperchen.

Von manchen Autoren wird übrigens angenommen, daß die Empfindung der Muskelanstrengung dadurch zu stande kommt, daß der Grad der Innervationsstärke der motorischen Nerven in den Centralorganen uns direkt zum Bewußtsein kommt.

4. Es gibt schließlich noch eine Anzahl von Organempfindungen, die von so unbestimmtem Charakter sind, daß über sie zur Zeit

noch wenig Sicheres auszusagen ist; ihre Erkenntnis ist erschwert dadurch, daß sie vielfach von starken Gefühlen (Gefühl der Lust und Unlust) begleitet sind, durch die ihre Qualität verdeckt wird. Man bezeichnet sie als „Gemeingefühle“ oder „Gemeinempfindungen“. Hieher gehören z. B. Hunger, Durst, Kitzel, Jucken, Kriebeln, Schauder, Müdigkeit, Wohlbehagen, Unbehagen, Schwindel, Wollust.

Von besonderem physiologischen Interesse sind von diesen Organempfindungen Hunger und Durst, weil sie die Veranlassung zur Aufnahme fester und flüssiger Nahrung bilden.

Hungerempfindung ist die Empfindung einer Leere des Verdauungskanals, die bei Anfüllung des Magens selbst mit unverdaulichen Substanzen wieder verschwindet. Bei der Erregung der Hungerempfindung scheinen demnach wesentlich die sensiblen Nerven des Magens und des Darmes beteiligt zu sein. Bei langdauerndem Hunger tritt allerdings noch eine undefinierbare Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfnis ein.

Durst ist eine Empfindung von Trockenheit im Rachen, die verschwindet, wenn man die Gaumen- und Rachenschleimhaut befeuchtet. Die Durstempfindung ist demnach bedingt dadurch, daß sensible Nerven dieser Schleimhaut durch Austrocknen erregt werden.

3. Teil. Fortpflanzung und Entwicklung.

Kapitel XXVII. Die Zeugung.

Durch **Urzeugung** (Generatio aequivoca), d. i. Entstehung lebendiger Substanz aus lebloser Materie, müssen zwar die ersten Lebewesen entstanden sein; gegenwärtig kommt aber Urzeugung, soviel bekannt, nicht mehr vor, sondern nur Zeugung durch **Fortpflanzung**, bei der neue Lebewesen aus abgetrennten Teilen schon bestehender Lebewesen sich entwickeln.

Die Fortpflanzung kann sein:

a) eine **ungeschlechtliche** (Zeugung durch Teilung, Knospung, Sporenbildung); hiebei entwickelt sich ein abgetrenntes Stück eines Lebewesens zu einem neuen Individuum;

b) eine **geschlechtliche**, bei der zwei geschlechtlich differenzierte Zellen (das Ei und die Samenzelle) sich vereinigen und zusammen zu einem neuen Lebewesen sich entwickeln. Die beiden Geschlechtszellen können entweder nur einem Individuum entstammen oder zwei geschlechtlich verschiedenen Individuen (Mann und Weib).

Der Mensch pflanzt sich fort durch geschlechtliche Zeugung, indem sich die vom Weibe gelieferte Eizelle mit der dem Manne entstammenden Samenzelle vereinigt und zum neuen Individuum entwickelt.

§ 1. Die männlichen Geschlechtsprodukte und ihre Bildung.

1. Die Zusammensetzung des Samens.

Der Samen ist eine zähflüssige, weißlich trübe, eigentümlich riechende, neutral oder alkalisch reagierende Flüssigkeit, in der körperliche Elemente, die Samenfäden oder Spermatozoën, suspendiert sind. Der Samen enthält 18 % Trockensubstanz, darunter hauptsächlich Eiweißkörper, ferner Lecithin, Cholesterin, Fette, Salze und schließlich das Spermin, d. i. Diäthylendiamin:

$$C_2H_4<\begin{matrix}NH\\NH\end{matrix}>C_2H_4,$$

eine Base, die im Samen als phosphorsaures Salz vorhanden ist und beim Eintrocknen des Samens kristallinisch ausfällt. Die Spermatozoën enthalten die gewöhnlichen Bestandteile kernreicher Zellen: Eiweiß, Nucleoalbumin, Nucleïn, Nucleïnbasen, Kaliumphosphat.

Die Samenkörper, Samenfäden oder **Spermatozoën**, sind Zellen, die aus einem birn- oder eiförmigen Kopf und einem daran sich ansetzenden stäbchenförmigen Mittelstück bestehen, welch letzteres übergeht in einen fadenförmigen Schwanz. Der ganze Samenfaden des Menschen ist 0,05 mm lang. Die Zellen sind protoplasmaarm, der Kopf ist der Kern, das Mittelstück und der Schwanz sind das Protoplasma.

Die Samenfäden bewegen sich durch die geißelförmige Bewegung des Schwanzes, wobei sie zugleich Drehungen um ihre Längsachse ausführen. Die Bewegung der Samenfäden ist am kräftigsten gleich nach der Entleerung des Samens. Sie wird begünstigt durch schwach alkalische Reaktion. Stark alkalische sowie saure Reaktion hemmen die Bewegung. In dem weiblichen Genitalkanal erhalten sich die Samenfäden sehr lange beweglich.

2. Die Bildung des Samens.

Die Bildung der Spermatozoën erfolgt in den gewundenen Kanälchen der Hoden. Gewisse Zellen der Wandung dieser Kanälchen wandeln sich um zu den Spermatoblasten, die in die Kanälchen hineinwachsen. Durch Zellteilung und Loslösung der neugebildeten Zellen entstehen aus den Spermatoblasten die Spermatozoën. Dabei wird der Kern der neugebildeten Zelle zum Kopf, das Protoplasma zum Mittelstück und Schwanz des Spermatozoon. Ueber die morphologischen Vorgänge im einzelnen, die sich bei der Bildung der Spermatozoën abspielen, lauten die Angaben der Autoren noch widersprechend. Im Hoden wird zugleich auch in noch unbekannter Weise die Flüssigkeit gebildet, in der die Spermatozoën suspendiert sind. Die Samenbildung im Hoden geht wahrscheinlich kontinuierlich vor sich; sie wird begünstigt durch häufige Entleerung des Samens. Der im Hoden gebildete Samen gelangt in die Samenleiter, wo er sich ansammelt. Bei der Ejakulation mischen sich ihm die Sekrete der Drüsen des Samenleiters, der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen bei. Ueber die Sekretion in diesen Drüsen, sowie über die Beschaffenheit und Bedeutung der einzelnen Sekrete ist kaum etwas bekannt. Das Sekret der Prostata soll das Spermin sowie den riechenden Stoff enthalten, die sich im gemischten Samen vorfinden.

3. Entleerung des Samens. Ejakulation.

Die Entleerung des Samens erfolgt in der Weise, daß während der Erektion durch Muskeltätigkeit der Samen aus den Samenleitern und der Harnröhre ausgetrieben wird.

a) Die Erektion.

Bei der Erektion füllen sich die Blutgefäße des Penis stark an. Die Anfüllung der Blutgefäße kommt dadurch zu stande, daß:

1. der Zufluß des Blutes gesteigert wird durch Erweiterung der zuführenden Arterien. Diese Erweiterung wird bewirkt durch vasodilatatorische Nerven, die Nervi erigentes (siehe S. 64);

2. der Abfluß des Blutes gehemmt wird durch Kompression der Venae profundae penis. Die Kompression dieser Venen geschieht durch Kontraktion des Musculus transversus perinei.

Das nervöse Centrum, von dem aus die Erektion bewirkt wird, liegt im Lendenmark. Es kann erregt werden einmal reflektorisch durch Reizung sensibler Nerven des Penis, zweitens aber auch vom Großhirn aus (durch sinnliche Vorstellungen).

b) Die Ejakulation.

Die Ejakulation erfolgt dadurch, daß peristaltische Kontraktionen der Muskeln der Samenleiter und Samenblasen den Samen in die Harnröhre treiben, und daß dann durch rhythmische Kontraktionen der Musculi bulbo- und ischio-cavernosi der Samen aus der Harnröhre entleert wird. Der Weg zur Harnblase wird dabei durch die Erektion des Caput gallinaginis abgeschnitten. Der Ejakulationsakt kommt reflektorisch zu stande nach Reizung der sensiblen Nerven des Penis. Das Centrum für den Ejakulationsakt liegt im Lendenmark.

Die bei einer Ejakulation entleerte Menge des Samens beträgt 1—6 ccm.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsprodukte und ihre Bildung.

1. Das Ei.

Die weibliche Keimzelle oder das Ei ist eine runde Zelle von 0,15—0,2 mm Durchmesser; ihr Protoplasma heißt Eikörper oder Dotter, ihr Kern wird Keimbläschen, Vesicula germinativa, genannt. Das Ei ist umhüllt von der Eihaut (Zona pellucida). An dem Eidotter unterscheidet man: 1. die eigentliche lebendige Substanz, das Protoplasma oder den Bildungsdotter, 2. das Deutoplasma oder

den Nahrungsdotter, der nur als Nährmaterial dient. Im menschlichen Ei findet sich das Deutoplasma nur in geringen Mengen. Es ist in Form von Kugeln, den sogenannten Dotterkörnern, dem Protoplasma des Eies eingelagert. Bei manchen Tieren, z. B. bei Vögeln, kommt dagegen der Nahrungsdotter in erheblichen Mengen vor. Der Eikern ist meist kugelig, hell und doppelt konturiert; er schließt den Keimfleck, Macula germinativa, ein. Die Eihaut ist etwa 0,025 mm breit und radiär gestreift. Die radiäre Streifung beruht auf zahlreichen Porenkanälchen, die die Eihaut quer durchziehen.

2. Die Bildung des Eies.

Die Eier finden sich im Eierstock in den Graafschen Follikeln, das sind kugelige Blasen, die im reifen Zustand 10—15 mm Durchmesser haben. Die Follikel sind in das bindegewebige Stroma des Eierstockes eingebettet und umgeben von einer gefäßhaltigen Kapsel. Die innere Wand dieser Kapsel wird von mehrschichtigem Epithel, der Membrana granulosa oder germinativa, ausgekleidet. Dieses Epithel findet sich an einer Stelle zu einem größeren Zellenhaufen, dem Discus proligerus, entwickelt, in dessen Mitte das Ei liegt. Der Innenraum des Follikels zwischen dem Discus proligerus und der übrigen Follikelwand heißt Keimspalte; diese ist gefüllt mit einer gelblichen eiweißhaltigen Flüssigkeit.

Die Graafschen Follikel entstehen in folgender Weise: Die Oberfläche des Eierstocks ist mit Cylinderepithel, dem sogenannten Keimepithel überzogen, das auch die schlauchförmigen Einstülpungen der Ovarialoberfläche auskleidet. Diese Einstülpungen wachsen in die Tiefe und werden durch das Ovarialstroma abgeschnürt. Die abgeschnürten Schläuche entwickeln sich zu den Graafschen Follikeln. In dem Keimepithel finden sich schon die runden Eizellen, die mit dem Epithel der Schläuche in die Tiefe wachsen. Die erste Anlage der Follikel, die Bildung des Primordialeies, erfolgt schon beim Embryo. Die Follikel haben anfangs nur 0,03 mm Durchmesser. Bei ihrer Reifung rücken sie aus der Tiefe des Stroma gegen die Oberfläche des Eierstocks vor.

3. Die Lösung des Eies oder die Ovulation.

Die Lösung des Eies geschieht durch Bersten des reifen Graafschen Follikels. Es nimmt dabei die Größe und Wandspannung des Follikels durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so zu, daß die Wand platzt.

Die Stelle des Ovariums, an der der Follikel gesessen hat, vernarbt danach; die Narbe färbt sich durch eingelagertes Pigment gelb: Corpus luteum.

Der Follikelinhalt, also auch das in die Zellen des Discus proligerus gehüllte Ei gelangt dann in den Anfangsteil der Tuben, deren Fimbrien sich fest an die Ovarialfläche anlegen. Das Ei wird vom Flimmerepithel durch die Tuben in den Uterus befördert.

Bei Menschen tritt die Eilösung in regelmäßigen 4wöchentlichen Perioden auf. Sie ist begleitet von einer 2—3tägigen kapillären Blutung der Uterinschleimhaut, der Menstruation. Der Blutung geht vorher eine Auflockerung der Schleimhaut mit Bildung einer Membran, der Decidua menstrualis, die nachher abgestoßen wird. Bei einer Menstruation werden 100—200 g Blut entleert.

4. Die Eireife.

Der Befruchtung geht voraus eine Veränderung des Eies, die man als Eireife bezeichnet. Es rückt dabei der Eikern nahe an die Eihaut und teilt sich durch indirekte Kernteilung in zwei Kerne. Der eine von den beiden neugebildeten Kernen wird durch die Eihaut hindurch nach außen ausgestoßen; er heißt Richtungskörper. Dann erfolgt nochmals eine Kernteilung und die Ausstoßung eines zweiten Richtungskörpers. Der nun bleibende Kern rückt wieder in die Mitte des Eies. Er wird weiblicher Vorkern genannt.

§ 3. Die Befruchtung.

Die beim Begattungsakt in die weibliche Scheide entleerten Spermatozoën wandern durch den Uterus und die Eileiter in den als Ampulle bezeichneten oberen Teil des Eileiters. Diese Bewegung erfolgt aktiv und zwar entgegengesetzt der Bewegungsrichtung, in der das Flimmerepithel die Samenfäden zu bewegen sucht.

Nach der Eilösung erfolgt die Befruchtung gewöhnlich in der Ampulle, indem eines der Spermatozoën in das Ei eintritt. Das Spermatozoon dringt in radiärer Richtung durch die Eihaut gegen die Mitte des Eies vor. Sein Schwanz löst sich im Ei auf. Der Kopf wird zu dem männlichen Vorkern oder Spermakern. Der weibliche und der männliche Vorkern nehmen alsdann erheblich an Größe zu und wandern aufeinander zu. Sie gewinnen dabei völlig gleiches Aussehen und sind nicht mehr zu unterscheiden. Nach Verlust der Kernmembran zerfällt der Kernfaden jedes Kernes in eine Anzahl schleifenartiger Stücke. Diese Kernfadenstücke vermischen

sich. Damit ist die Grundlage zum Entstehen des neuen Lebewesens gegeben und aus der so vereinigten Ei- und Samenzelle entwickelt sich durch Kern- und Zellteilung, sowie Zelldifferenzierung das neue Individuum.

Während unbefruchtete Eier bald zu Grunde gehen, wird das befruchtete Ei, das in etwa 3 Tagen durch die Tuben in den Uterus gelangt, dort festgehalten. Es senkt sich in eine Grube der Uterusschleimhaut, welche sich stark verdickt. Die Wände der Grube verwachsen mit der Eihaut und überwuchern das Ei. Die mit der Eihaut verwachsene Stelle der Uterusschleimhaut bildet später die Placenta.

Kapitel XXVIII. Physiologie des Embryo.

§ 1. Kurze Uebersicht über einige wichtige morphologische Daten der embryonalen Entwicklung.

Durch den **Furchungsprocess** teilt sich die befruchtete Eizelle in viele Zellen. Die entstandenen Zellen legen sich in einzelliger Schicht an die Eihaut, die sich nicht an der Zellteilung beteiligt, an und lassen in der Mitte des Eies eine mit Flüssigkeit gefüllte Höhle, die Furchungshöhle, übrig. Das so entstandene Gebilde heißt Keimblase oder **Blastula.** Die einzellige Wandschicht heißt das **Ektoderm.** Die Keimblase erweitert sich unter fortwährender Zunahme der in der Furchungshöhle befindlichen Flüssigkeit. Unter dem Ektoderm bildet sich dann eine zweite Zellschicht, das **Entoderm.** Die Art der Bildung des Entoderms ist bei verschiedenen Tieren verschieden. Zwischen Ektoderm und Entoderm entsteht schließlich an einer verdickten Stelle der Keimblase noch eine dritte Schicht, das **Mesoderm.** Aus dem Ektoderm entstehen bei der Entwicklung das Hautepithel und das Hautdrüsenepithel, das Nervensystem, das Epithel der Sinnesorgane und die Linse. Aus dem Entoderm entstehen die Epithelien des Darmkanals und seiner Drüsen und das Epithel der Harnwege. Aus dem Mesoderm entstehen Blut und Blutgefäße, die Muskeln, das Bindegewebe und die Geschlechtszellen.

Die Verdickung der Keimblasenwand, an der die Mesodermbildung stattfindet, heißt **Keimscheibe**; sie ist die erste Anlage des Embryo. Die Keimscheibe nimmt eine biskuitförmige Gestalt an;

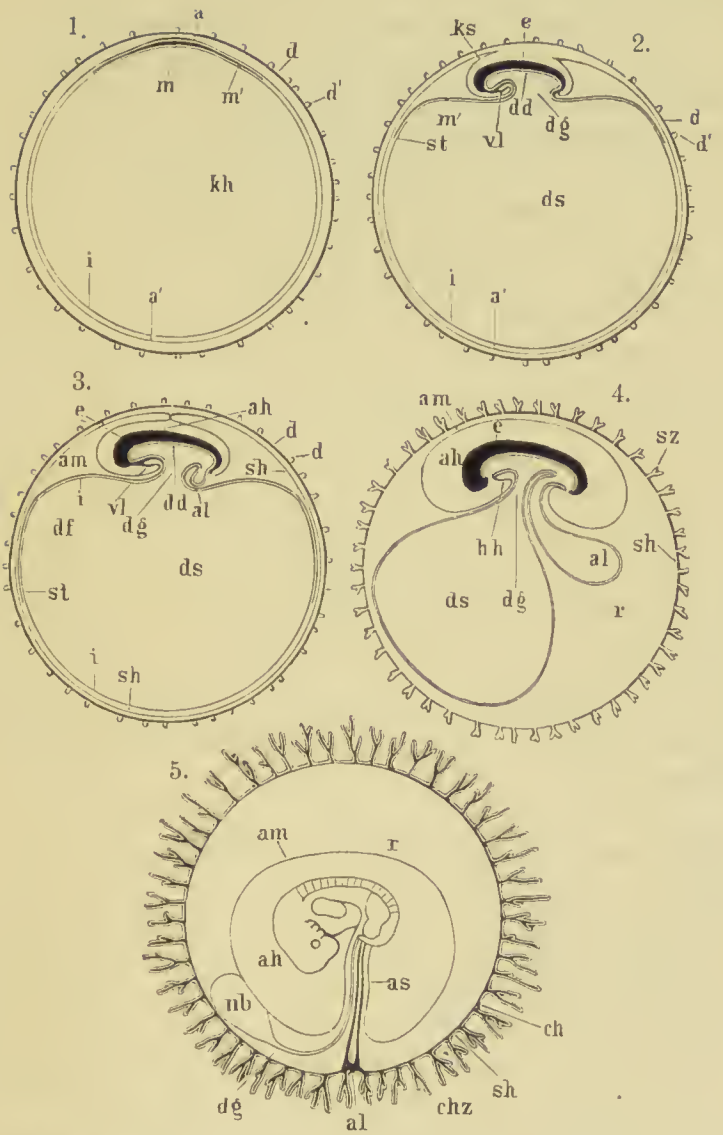


Fig. 46. Entwicklung der Eihüllen des Säugetieres (nach Kölliker).
1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryoanlage.
2. Bildung des Dottersacks und des Amnions.
3. Vereinigung der Amnionfalten zum Amnionsack. Bildung der Allantois.
4. Verkleinerung des Dottersacks, Wachsen der Allantois. Bildung der Mund- und Afteröffnung.
5. Rückbildung des Dottersacks, Allantois mit Chorion verwachsen, Vergrößerung der Amnionhöhle.

d: Zona pellucida. d': Zotte derselben. sh: Seröse Hülle. sz: Zotten. ch: Chorion. chz: Chorionzotten. am: Amnion. ks: Kopfscheide des Amnion. ah: Amnionhöhle. as: Nabelstrang mit Amnionscheide. aa': Ektoderm. i: Entoderm. mm': Mesoderm. dd: Embryonaler Teil des Entoderms (Darmdrüsenblatt). df: Area vasculosa. st: Sinus terminalis. kh: Keimblasenhöhle. ds: Dottersack. dg: Dottergang. al: Allantois. e: Embryo. r: Raum zwischen Chorion und Amnion. vl: Ventrale Leibeswand. hh: Herzhöhle.

ihre Ränder krümmen sich alsdann einwärts und schnüren dadurch den unter der Keimscheibe befindlichen Teil der Keimblasenhöhle, d. i. die embryonale Darmhöhle, von dem übrigen Teile der Keimblasenhöhle, d. i. die Nabelblase oder der Dottersack, ab. Die Verbindung zwischen beiden Höhlen heißt, solange sie noch offen ist, Nabel- oder Dottergang (siehe Fig. 46). Das Ektoderm legt sich in einer Falte über der einwärts gekrümmten Keimscheibe zusammen. Das innere Blatt dieser Falte wächst über dem Embryo zusammen und bildet dadurch, daß es sich von der Keimblase abschnürt, die Schafhaut oder das **Amnion**, welches am Nabel in die Haut des Embryo übergeht. Das äußere Blatt der Falte legt sich an die Zona pellucida an und bildet mit dieser die seröse Hülle, später **Chorion** genannt. Auf der Oberfläche des Chorion entstehen zottenartige Auswüchse, die mit der Uterusschleimhaut verwachsen. Aus dem hinteren Teil der embryonalen Darmhöhle wächst eine schlauchförmige Ausstülpung, die **Allantois** oder der Harnsack in den Raum zwischen Dottersack und Chorion vor, deren innerer (im Embryo gelegener) Teil zur Harnblase wird. Der Allantoisschlauch verlängert sich nach außen, bis er in der 3. Woche das Chorion erreicht, er legt sich dann dem Chorion an und bildet mit ihm zusammen die **Placenta**. Das Lumen der Allantois verschwindet; sie wird zu einem Strang, der aus Schleimgewebe besteht und **Nabelstrang** heißt.

Chronologie der embryonalen Entwicklung.

1. Monat:
   1. Woche: Wanderung des befruchteten Eies durch die Tuben, Furchung, Bildung der Blastula.
   2. Woche: Die Keimblase vergrößert sich bis zu 5 mm Durchmesser. Zottenbildung an der Eihaut, Anlage des Embryo, Bildung der Rückenfurche und des Medullarrohrs.
   3. Woche: Embryo etwa 4 mm lang. Bildung des Amnion, des Dottersackes und der Allantois. Der Dotterkreislauf ist ausgebildet.
   4. Woche: Embryo 8—11 mm lang. Die Extremitätenanlagen treten deutlich hervor. Die drei Hirnblasen sind vorhanden.
2. Monat: Der Embryo wächst bis zu 30 mm Länge. Der Dotterkreislauf geht zurück, der Placentarkreislauf entwickelt sich. Ausbildung des Gesichts, Rückbildung der Kiemenfurchen und hinteren Kiemenbögen. Gliederung der Extremitäten. Erste Ossifikationspunkte im Schlüsselbein und Unterkiefer. Bauchhöhle geschlossen, Nieren angelegt.
3. Monat: Der Embryo wächst bis zu 70 mm Länge. Beginn der Geschlechtsdifferenzierung.
4. Monat: Länge des Fötus bis zu 17 cm, Gewicht bis zu 100 g. Geschlecht deutlich. Placenta wiegt 80 g. Erste zuckende Bewegungen der Extremitäten. Im Darm Meconium.
5. Monat: Fötus bis 30 cm lang, 280 g schwer. Kopf- und Wollhaare entstehen. Beginn der Talgsekretion. Die Placenta wiegt 178 g.

6. Monat: Fötus bis 34 cm lang, 700 g schwer. Das Fettpolster der Haut entwickelt sich. Kindsbewegungen. Früchte, in diesem Monat geboren, machen leichte Respirationsbewegungen, sind aber nicht lebensfähig.
7. Monat: Fötus bis 38 cm lang, 1300 g schwer. Früchte, in diesem Monat geboren, wimmern und sind zuweilen lebensfähig.
8. Monat: Fötus bis 42 cm lang, 1600 g schwer. Der Descensus testiculi tritt ein, das Kind ist lebensfähig.
9. Monat: Fötus bis etwa 46 cm lang, 2000 g schwer.
Die reife Frucht ist etwa 50 cm lang, 3 kg schwer.

§ 2. Stoffwechsel des Embryo.

a) Die Blutbewegung.

Bei der Erörterung der Lehre vom embryonalen Kreislauf sind zwei Perioden zu unterscheiden: 1. die Zeit des Dotterkreislaufs, 2. die Zeit des Placentarkreislaufs.

1. **Der Dotterkreislauf.** Die erste Anlage der Gefäße erfolgt in der Umgebung der Keimscheibe. Aus Zellen des Mesoderms entsteht hier eine Randvene (Sinus terminalis), von der die Blutgefäße in den embryonalen Körper hineinsprossen. Von der Wand der Vene aus wachsen nämlich solide Zellstränge in den Embryo hinein, die netzartig anastomosieren und die hohl werden unter Bildung von Intercellularräumen, welche sich mit der Intercellularflüssigkeit füllen. Das Herz entsteht aus zwei symmetrischen, in der Kopfdarmhöhle sich bildenden Gefäßrohren, den primitiven Aorten, die in der Mitte zusammenwachsen zu einem Schlauch. Aus diesem Herzschlauch entwickelt sich später das Herz, indem derselbe durch S-förmige Krümmung sich teilt in Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus. Durch eine Scheidewand, die in dem Herzschlauch entsteht, wird das rechte und das linke Herz gebildet. Aus dem Herz gehen ursprünglich zwei Aortenbogen hervor, welche die Arteriae omphalomesentericae abgeben. Die Verästelungen der letzteren führen durch die Keimscheibe zur Randvene, während umgekehrt aus der Randvene Venen zum Herzen zurückführen. Der so entstandene Gefäßhof heißt Area vasculosa. Das Herz fängt gleich nach seiner Anlage als Schlauch auch an, rhythmisch zu schlagen, so daß die Blutflüssigkeit, die in dem Gefäßsystem sich gebildet hat, in Cirkulation versetzt wird. Bemerkenswert ist, daß der Herzmuskel sich rhythmisch kontrahiert zu einer Zeit, wo noch keine Ganglienzellen in ihm enthalten sind.

Durch den Dotterkreislauf wird dem Embryo Nahrungsmaterial zugeführt, das vom Blute aus dem Dottersack aufgenommen wird.

Die roten Blutkörperchen entstehen zuerst in den sogenannten Blutpunkten oder Blutinseln, d. s. Zellenanhäufungen in den die Gefäße bildenden Zellsträngen. Die Zellen der Blutinseln bilden Blutfarbstoff, lösen sich los und sind dann frei in der Blutflüssigkeit suspendiert als kernhaltige rote Blutkörperchen.

2. Der Placentarkreislauf. Aus der Bauchaorta, die entstanden ist aus der Vereinigung der primitiven Aortenbogen, gehen die beiden Arteriae umbilicales, die Nabelarterien, durch den Nabelstrang (die Allantoiswand) zu der Stelle hin, wo letzterer in das Chorion übergeht und wo die Anlage der Placenta sich befindet. Die Arterien gehen hier in Kapillaren über. Aus diesen Kapillaren sammelt sich das Blut in der Vena umbilicalis, der Nabelvene; diese geht durch den Nabelstrang zum Nabel und von da unter der Leber her als Ductus venosus Arantii zur unteren Hohlvene.

Das rechte und das linke Herz sind zu dieser Zeit durch Scheidewände noch nicht vollständig getrennt. In der Vorhofscheidewand befindet sich noch ein Loch, die Valvula Eustachii. Auch die Lungenarterie und die Aorta sind noch durch den Rest eines primitiven Aortenbogens[1]) miteinander verbunden, den sogenannten Ductus Botalli. Das aus den Venen in den rechten Vorhof gelangende Blut strömt daher zum Teil durch die Valvula Eustachii direkt in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und die Aorta weiter, zum Teil geht das Blut aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer und in die Lungenarterie und von hier direkt durch den Ductus Botalli in die Aorta. Nur ein kleiner Teil des Blutes durchfließt die embryonalen Lungen selbst. Diese Anordnung des Blutkreislaufs wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß der Gasaustausch des Blutes beim Embryo noch nicht in der Lunge erfolgt, daß also nur so viel Blut durch die Lungen fließen muß, als zu deren Ernährung und Wachstum nötig ist. Wenn nach der Geburt die Lungenatmung eintritt, so wird die Vorhofscheidewand des Herzens vollkommen hergestellt und der Ductus Botalli obliteriert.

Die **Placenta** ist ein sehr gefäßreiches Gebilde, das aus zwei

---

[1]) Entsprechend den fünf Paar Kiemenbogen bilden sich auch fünf Paar Gefäß- oder Aortenbogen, die folgende Umwandlungen erleiden: Die beiden vorderen Paare obliterieren, das dritte Paar wird zur Carotis externa beiderseits, der vierte linke Bogen wird zur bleibenden Aorta, der vierte rechte zur Subclavia dextra, der fünfte linke wird zum Ductus Botalli und zur linken Lungenarterie, der fünfte rechte wird zur rechten Lungenarterie.

miteinander verwachsenen Teilen, einem uterinen und einem embryonalen, besteht. Die gefäßhaltigen Zotten des embryonalen Teils ragen in weite Blutgefäßräume, das sind die erweiterten Kapillaren des uterinen Teils der Placenta, hinein. Der große Reichtum der Placenta an Gefäßen, die einerseits dem fötalen, anderseits dem mütterlichen Kreislauf zugehören, ermöglicht einen regen Stoffaustausch zwischen dem fötalen und dem mütterliehen Blut.

Die Bildung von roten Blutkörperchen erfolgt während des Placentarkreislaufs hauptsächlich in der Leber und der Milz des Embryo.

Etwa von der Mitte der Schwangerschaft ab sind die embryonalen **Herztöne** zu hören, und zwar je nach der Lage des Embryo an verschiedenen Stellen über dem Uterus. Es sind das Doppeltöne, die oft begleitet sind von einem zischenden Geräusch, das dureh die Cirkulation des Blutes in der Nabelschnur zu stande kommt (das Nabelschnurgeräusch). Die Frequenz der Herztöne beträgt beim Embryo 120—160 in der Minute. Sie wird durch Bewegungen des Embryo vergrößert.

b) **Die Atmung.**

Hinsichtlich der Atmung sind beim Embryo auch zwei Perioden zu unterscheiden. In der ersten Periode, die mit der Periode des Dotterkreislaufs zusammenfällt, wird dem Embryo noch nicht durch besondere Organe Sauerstoff zugeführt und Kohlensäure abgeführt. Die eigentliche Atmung des Embryo beginnt erst mit dem Placentarkreislauf. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe des embryonalen Blutes findet aber nicht in der Lunge, sondern in der Placenta statt. Der Sauerstoff wird aus dem arteriellen mütterlichen Blut aufgenommen und die Kohlensäure an dieses Blut abgegeben.

Der Stoffwechsel des Embryo und dementsprechend auch das Atembedürfnis ist gering. Es genügt der Gasaustausch in der Placenta, um den Embryo im Zustande der Atemruhe (Apnoë) zu erhalten. Freilich hört dieser Zustand sofort auf, wenn etwa dureh Kompression der Nabelschnur oder durch vorzeitige Lösung der Placenta der normale Gasaustausch des embryonalen Blutes gehemmt ist. Es kommt dann zu Sauerstoffmangel und zu Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blut, wodurch das Atemcentrum erregt und vorzeitige Atembewegungen ausgelöst werden.

Die Lungen entwickeln sich im Embryo als paarige Ausbuchtungen der ventralen Wand des Schlunddarms und sind noeh luft-

leer (atelektatisch); die Alveolen sind zwar vorgebildet, aber ausgefüllt von kubischen Epithelzellen. Ein negativer Druck im Pleuraraum ist noch nicht vorhanden. Wenn durch den ersten Atemzug nach der Geburt Luft eingezogen wird, so platten sich die Epithelzellen der Alveolen ab; die Alveolen selbst werden lufthaltig, und es entsteht nach einiger Zeit auch der negative Druck im Pleuraraum. Ueber die Ursache der Entstehung dieses negativen Drucks lauten die Angaben der Autoren noch widersprechend.

c) **Die Ernährung des Embryo.**

Alles Nahrungsmaterial, das der Embryo zu seinem Stoffwechsel und Wachstum nötig hat, bezieht er aus dem mütterlichen Organismus. Auch hinsichtlich der Ernährung sind zwei Perioden zu unterscheiden, von denen die eine mit der Periode des Dotterkreislaufs, die andere mit der Periode des Placentarkreislaufs zusammenfällt. Im ersteren Falle nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in das Blut auf aus dem Dottersack. In den Dottersack selbst gelangt das Nahrungsmaterial in der Weise, daß es aus den Gefäßen der Uterusschleimhaut durch diese Schleimhaut und die Eihüllen transsudiert. Während des Placentarkreislaufs dagegen nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in der Placenta aus dem mütterlichen Blut auf. Die Nahrungsstoffe transsudieren aus den mütterlichen Placentargefäßen in die embryonalen Placentargefäße. Da der Dottersack nach Herstellung des Placentarkreislaufes für die Ernährung keine Bedeutung mehr hat, so nimmt er an Größe allmählich ab und verschwindet bis auf einen kleinen Rest, das Nabelbläschen.

d) **Die Sekretionen des Embryo.**

1. **Das Meconium.**

Das Meconium ist eine dunkelbraungrüne Masse von pechartiger Konsistenz, welche in dem Darmkanal des Embryo sich findet und bald nach der Geburt entleert wird. Es enthält 20—28 % Trockensubstanz, darunter Mucin, Gallensäuren, Gallenfarbstoffe (Bilirubin und Biliverdin, aber kein Hydrobilirubin), Cholesterin, Fette, Seifen. Solche Substanzen, die im Kot des Erwachsenen vorkommend auf eine Darmfäulnis hinweisen, fehlen im Meconium. Das Meconium ist anzusehen als das eingedickte Sekret der Drüsen des Darmkanals, und seine Zusammensetzung weist darauf hin, daß an dieser Sekretion sich hauptsächlich die Leber beteiligt.

Die Leber tritt frühzeitig auf als paarige Ausstülpungen der

Darmwand in Form der primitiven Lebergänge, die sich verästeln zu den Gallengängen. Schon im 3. Monat beginnt die Lebersekretion.

2. **Die Bildung des Fruchtwassers.**

Das Fruchtwasser oder der Liquor amnii ist die Flüssigkeit, die in der Amnionblase sich befindet und den Embryo umgibt. Sie reagiert schwach alkalisch, ihr specifisches Gewicht beträgt durchschnittlich 1,008. Sie enthält etwas Eiweiß, Salze und ferner Harnstoff, Allantoin und Kreatinin. Das Fruchtwasser wird nicht nur vom Embryo gebildet, sondern auch vom mütterlichen Organismus. Der Beweis, daß das Fruchtwasser zum Teil dem mütterlichen Organismus entstammt, ist erbracht durch die Beobachtung, daß indigschwefelsaures Natrium, intravenös dem mütterlichen Organismus injiciert, in das Fruchtwasser übergeht, ohne im Embryo selbst gefunden zu werden. Doch ist das Fruchtwasser zum Teil auch ein Ausscheidungsprodukt des Embryo, und zwar sein Harn, der in die Amnionhöhle entleert wird.

Bei der Entwicklung der Harnorgane entstehen zuerst die Urnieren oder die Wolfschen Körper, das sind zwei beiderseits neben der Wirbelsäule gelegene langgestreckte drüsige Organe mit knäuelförmig gewundenen Harnkanälchen, die an ihrem blinden Ende einen Gefäßknäuel tragen, an ihrem freien Ende aber einmünden in einen gemeinsamen Gang, den Wolfschen Gang. Dieser mündet in die Kloake, deren vorderer Teil durch die Anlage des Perineum zur Harnröhre wird. Später entstehen die bleibenden Nieren beiderseits durch Einstülpungen vom hinteren Ende des Wolfschen Ganges aus. Diese Einstülpungen verästeln sich. Die Verästelungen werden zu den Harnkanälchen der Niere und an ihren blinden Enden legen sich die Gefäßknäuel an. Der Wolfsche Gang obliteriert beim Weibe, beim Manne wird er zum Samenleiter.

3. **Die Sekretion von Hauttalg** erfolgt vom 5. Monat an. Der ausgeschiedene Hauttalg bildet auf der Haut eine fettige Schicht, welche Vernix caseosa genannt wird.

Die Entfernung der Stoffwechselendprodukte aus dem embryonalen Körper geschieht übrigens nicht nur durch Drüsen (Leber und Niere), sondern sie kann auch erfolgen durch den Stoffaustausch des embryonalen Blutes mit dem mütterlichen Blut in der Placenta.

e) **Der Gesamtstoffwechsel.**

Die Gesamtstoffwechselgröße ist beim Embryo sehr gering, weil das Bedürfnis einer großen Wärmeproduktion nicht vorliegt, denn die Wärmeabgabe des Embryo ist verschwindend klein. Auch Muskelbewegungen, welche die Stoffwechselgröße steigern könnten, kommen beim Embryo nur in geringem Maße vor. Das zugeführte Nahrungsmaterial dient daher hauptsächlich zum Wachstum der Frucht.

§ 3. Kraftwechsel und Kraftauslösung beim Embryo.

a) **Muskelbewegungen.**

Die erste Anlage der Skelettmuskeln findet sich im 2. Monat der Schwangerschaft.

Muskelbewegungen treten beim Embryo, wenn wir absehen von der Bewegung des Herzens, zuerst auf im 5. bis 6. Monat der Schwangerschaft. Sie bestehen in stoßenden Bewegungen der Glieder gegen die Uteruswand. Die Kindsbewegungen scheinen reflektorisch zu stande zu kommen; sie werden stärker, wenn man die Frucht durch die Bauchwand der Schwangeren hindurch stößt oder drückt.

Am Ende der Schwangerschaft treten auch zuweilen schwache rhythmische Atembewegungen auf, ferner kommen Saug- und Schluckbewegungen vor, was daran zu erkennen ist, daß sich verschlucktes Fruchtwasser im Fötus findet.

b) **Entwicklung der Funktionen des Nervensystems.**

Anhaltspunkte zur Beurteilung der Entwicklung der Funktionen des Nervensystems liefern die Untersuchungen über die Markscheidenentwicklung. Die Nervenfasern besitzen nicht gleich vom Beginn ihrer Entstehung ab ihr Nervenmark, sondern erhalten dieses später, und zwar funktionell verschiedene Nervenfaserstränge zu verschiedenen Zeiten. Die Markscheidenentwicklung läßt sich leicht untersuchen, weil die marklosen Faserstränge grau, die markhaltigen weiß aussehen. Es ist anzunehmen, daß die Funktion der Nervenfaserstränge erst dann vollständig ausgebildet ist, wenn die Markscheiden sich entwickelt haben.

Im Rückenmark entwickelt sich zuerst das Mark in den Nerven der hinteren und vorderen Wurzeln, d. h. den Fasern, welche die direkten Reflexbahnen bilden. Danach erhalten ihr Mark die Vorder- und Seitenstranggrundbündel und die Burdachschen Stränge,

d. s. Bündel, welche hauptsächlich Fasern für die indirekten Reflexbahnen enthalten. Sodann entwickelt sich das Mark der langen sensiblen Bahnen, die zum Gehirn führen und zuletzt erst das Mark der langen motorischen Bahnen, die aus dem Gehirn führen. Aus dieser Reihenfolge der Markscheidenentwicklung ergibt sich, daß im Rückenmark zunächst die einfachsten Reflexe auftreten, daß dann die komplicierten ausgebreiteteren Reflexe folgen, und daß erst danach die Bahnen sich entwickeln, welche das Zustandekommen der Sinnesempfindungen und der willkürlichen Bewegungen vermitteln.

Auch im Stabkranz des Großhirns entwickeln sich zuerst die centripetalen Nerven für die Sinnessphären, danach erst die entsprechenden centrifugalen, so daß also die Bedingungen zum Entstehen von Sinnesempfindungen früher gegeben sind, als die Bedingungen zum Entstehen von willkürlichen Bewegungen. Die Fasern für die Sinnessphären entwickeln sich übrigens zum Teil erst nach der Geburt (siehe S. 279).

Im verlängerten Mark dagegen kommen frühzeitig Zellengruppen vor, deren Achsencylinderfortsätze in Fasern der Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks übergehen (also centrifugale Fasern); diese Fasern lassen ihre Markscheiden schon zu einer Zeit erkennen, wo die sensiblen Wurzeln des verlängerten Marks noch kein Nervenmark besitzen. Jene Zellen und Fasern sind also schon fertig ausgebildet und funktionsfähig zu einer Zeit, wo die hinteren Wurzeln noch embryonal erscheinen. Das weist darauf hin, daß diese Centren automatisch und nicht reflektorisch tätig sind. Die sensiblen Nerven wirken nach ihrer Ausbildung auslösend, eventuell regulierend auf diese Centren ein, welche schon vorher existierten und funktionsfähig waren. Es ist hier zu erinnern an die Tatsache, daß im verlängerten Mark die für die Erhaltung der vegetativen Funktionen wichtigen, automatisch tätigen Nervencentren liegen.

Ueber die physiologische Entwicklung der Sinnesorgane im Embryo ist wenig zu sagen. Für das embryonale Leben können überhaupt nur der Tastsinn und der Schmerzsinn, vielleicht noch einige Organempfindungen, in Betracht kommen. Diese vermitteln offenbar die reflektorisch entstehenden Kindsbewegungen.

§ 4. Die Geschlechtsdifferenzierung.

Die Geschlechtsorgane entwickeln sich, indem an der ventralen Seite der Urniere die Keimdrüse und ein besonderer Gang, der Müllersche Gang, entsteht, der ungefähr parallel dem Wolfschen

Gang verläuft und auch in die Kloake ausmündet. Beim Manne wird die Keimdrüse zum Hoden, die Urniere zum Nebenhoden und der Wolfsehe Gang zum Samenleiter, der Müllersehe Gang dagegen obliteriert bis auf ein ganz kleines Rudiment, den Utriculus masculinus. Beim Weibe wird die Keimdrüse zum Eierstoek, der Müllersehe Gang zur Tube, die Einmündung der Müllersehen Gänge in die Kloake erweitert sieh zum Uterus. Der Wolfsehe Gang versehwindet. Ueber die Ursache dieser Geschlechtsdifferenzierung ist nichts bekannt.

Kapitel XXIX. Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett.

Die Entwicklung der Frueht im Mutterleibe geht einher mit folgenden Veränderungen im mütterlichen Organismus. Der Uterus zeigt eine Zunahme der Zahl und Größe seiner Muskelfasern. Dadurch kommt eine gewaltige Massenzunahme des ganzen Uterus zu stande. Während der jungfräuliche Uterus eine Länge von 7 cm, eine Breite von 3,2 cm und ein Gewieht von 30,0 g hat, ist der Uterus am Ende der Schwangersehaft 37 cm lang, 26 cm breit und wiegt ungefähr 1 kg. Das intermuskuläre Bindegewebe lockert sich und vermehrt sich auch, ebenso vermehren sich Blutgefäße, Nerven und Lymphgefäße. Die Uterusschleimhaut nimmt an Dicke zu, überwuchert das Ei und wird zur äußeren Eihaut, der Decidua. Der der Uteruswand anliegende Teil der Decidua heißt Decidua vera, der das Ei überwuchernde Teil ist die Decidua reflexa. Das placentare Stück der Decidua vera wird Deeidua serotina genannt. Mit zunehmender Größe steigt der Uterus in das große Becken, drängt die Baueheingeweide zur Seite und das Zwerchfell in die Höhe. Die Ovulation und die Menstruation bleiben während der Schwangerschaft aus.

Die Brüste sehwellen sehon in den ersten Monaten der Schwangerschaft an; die Warzen und der Warzenhof färben sich dunkler, die Milehdrüsen entleeren spontan oder auf Druck hin eine helle wäßrige Flüssigkeit.

Der Stoffweehsel ist während der Sehwangerschaft erhöht.

Die Sehwangerschaft dauert vom Tage der letzten Menstruation an gereehnet etwa 270—280 Tage.

Die Ausstoßung der reifen Frucht am Ende der Schwangerschaft oder die **Geburt** erfolgt dadurch, daß die Muskeln des Uterus Kontraktionen ausführen und so auf seinen Inhalt einen Druck ausüben. Die Drucksteigerung im Uterus bei den Kontraktionen kann bis zu 100 mm Quecksilbersäule betragen. Durch die Kontraktionen wird die Frucht gegen den Cervicalkanal gedrückt. Dieser erweitert sich und verstreicht, so daß Gebärmutterhöhle und Scheide schließlich einen gemeinsamen Schlauch bilden. Die Eihäute, die von der Uterusschleimhaut gebildete Decidua reflexa, das Chorion und das Amnion, zerreißen, das Fruchtwasser fließt ab. Durch weitere Kontraktionen des Uterus wird das Kind durch das Becken und die Scheide hindurchgetrieben und, in der Regel mit dem Kopfe voran, ausgestoßen. Begünstigt wird das Austreiben des Kindes durch Mitbeteiligung der Bauchpresse. Bald nach der Geburt des Kindes wird durch weitere Kontraktionen der Uteruswand auch die Placenta abgelöst und unter mäßiger Blutung samt den Eihäuten ausgestoßen (Nachgeburt).

Die Innervation des Uterus erfolgt durch Nerven, die aus dem untersten Teil des Brustmarks und dem Lendenmark austreten. Ein Teil davon verläuft zunächst in sympathischen Bahnen und gelangt von da zur Uterusmuskulatur. Ein anderer Teil der Nerven geht direkt mit den Sakralnerven zum Uterus. Das Centrum für die Uteruskontraktionen liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch erregt durch Reize, die ihm von centripetalen Uterusnerven zugeleitet werden. Diese centripetalen Nerven werden gereizt durch die Spannung, in welche der wachsende Fötus die Uteruswand versetzt. Bei Hunden, deren Lendenmark von dem übrigen Centralnervensystem isoliert wurde, ist noch ein normaler Verlauf des Geburtsaktes beobachtet worden.

Die Dauer des ganzen Geburtsaktes ist verschieden. Bei Erstgebärenden kann sie bis zu 20, bei Mehrgebärenden bis zu 15 Stunden betragen. Während des Geburtsaktes nehmen die Uteruskontraktionen allmählich an Intensität, Dauer und Häufigkeit zu bis zur Austreibung des Kindes. Die Kontraktionen sind mit Schmerzen verbunden und werden deshalb Wehen genannt. Bei jeder Wehe zeigt sich eine mäßige Steigerung der Temperatur und Pulsfrequenz, sowie der Schweißsekretion.

Nach der Geburt bildet sich der Uterus zurück und nimmt seine normale Gestalt wieder an, indem viele Muskelzellen der fettigen Degeneration anheimfallen. Die Innenfläche des Uterus erhält

eine neue Epitheldecke, etwa nach 4 Wochen ist die Regeneration der Schleimhaut beendigt. Solange die Schleimhaut noch nicht regeneriert ist, verhält sie sich wie eine Wundfläche und scheidet dementsprechend Wundsekret ab. Dieses Sekret, das nach außen ausfließt, heißt Wochenfluß oder Lochien. Die Lochien sind in den ersten Tagen blutig, vom 5. Tage an serös, später werden sie weißlichgrau.

Die Brüste schwellen am 2.—3. Tage nach der Geburt stark an. Das anfangs entleerte Sekret, das Colostrum, eine dicke, gelblich gefärbte Flüssigkeit, enthält Colostrumkörperchen (siehe S. 96), vom 3. Tage an wird das Sekret zur eigentlichen Milch. Die darauf folgende Laktationsperiode dauert etwa 10 Monate. Während der Laktationsperiode bleibt meist die Menstruation aus.

Kapitel XXX. Die Entwicklung des Körpers nach der Geburt.

§ 1. Das Säuglingsalter.

Das Säuglingsalter ist die Zeit, in der der Körper sich nur von flüssiger Nahrung und zwar von Milch ernährt. Da die Bildung der ersten Zähne den Beginn der Zeit kennzeichnet, in der auch feste Speisen aufgenommen werden können, so ist das Säuglingsalter demnach zu rechnen von der Geburt bis zur ersten Dentition.

a) **Der Kreislauf und die Atmung des Säuglings.**

Gleich nach der Geburt hört die Cirkulation in den Nabelschnurgefäßen auf. Die Nabelschnur schrumpft. Schneidet man sie alsdann an, so tritt in der Regel keine Blutung auf. Um jedoch eine mögliche Nachblutung aus der Nabelschnur zu verhindern, pflegt man sie zu unterbinden und dann jenseits der unterbundenen Stelle durchzuschneiden. Tiere beißen die Nabelschnur durch. Der am Kinde bleibende Rest der Nabelschnur trocknet ein und fällt nach einigen Tagen ab. Der Nabel selbst eitert noch einige Zeit und vernarbt nach etwa 14 Tagen.

Gleich nach der Geburt erfolgt der erste Atemzug. Dabei füllen sich die Alveolen der Lungen mit Luft und ihre Epithelien werden abgeplattet. Zugleich strömt das Blut in reichlicherem

Maße durch die Lungengefäße. Der Ductus arteriosus Botalli obliteriert allmählich, und auch die Scheidewand zwischen beiden Vorhöfen stellt sich vollständig her. Ferner obliterieren die im Körper befindlichen Teile der Nabelarterien und -venen zu bindegewebigen Strängen.

Die Pulsfrequenz beträgt in den ersten Wochen 120—140 Schläge in der Minute, im 2. Jahre 110. Die Zahl der Atemzüge beträgt bei Neugeborenen 44 in der Minute, später bis zum 3. Jahre 35—40.

b) **Die Ernährung und das Wachstum des Säuglings.**

Die normale Nahrung für den Säugling ist die Muttermilch. Jeder Ersatz für die Muttermilch (z. B. Kuhmilch oder künstliche Präparate) ist nur als Notbehelf anzusehen und wird sehr häufig vom Säugling schlecht vertragen. Das durchschnittliche Quantum Milch, welches der Säugling zu sich nimmt, ist folgendes:

am 1. Tag	30 g,	am 3. Tag	400 g,
„ 2. „	150 „	„ 4. „	550 „

nach 1 Monat 650, nach 3 Monaten 750, nach 4 Monaten 850, nach 9 Monaten 950 g täglich.

Die Länge des Kindes beträgt bei der Geburt etwa 50 cm. Der Säugling wächst im 1. Monat um 4, im 2. Monat um 3, im 3. Monat um 2 und in den folgenden Monaten um 1—1,5 cm. Die gesamte Zunahme beträgt etwa 20 cm im 1. Jahre, 9 cm im 2., 7 cm im 3. Das Gewicht des Neugeborenen ist bei der Geburt etwa 3 kg. Unmittelbar nach der Geburt verliert das Kind etwas an Gewicht und zwar im ganzen etwa 100—300 g. Dann steigt das Gewicht wieder und ist nach etwa 10 Tagen wieder gleich dem bei der Geburt. Während der 5 ersten Monate nimmt das normal ernährte Kind täglich im Durchschnitt 20—30 g zu; während der 7 folgenden täglich 10—15 g. Nach einem Jahre wiegt das Kind etwa 9 kg.

In den ersten Tagen nach der Geburt entleert das Kind durch den After das Meconium. Später sind Stuhlentleerungen des Säuglings bei normaler Verdauung gelblich und ziemlich gebunden. Der erste Harn ist meist noch sehr wenig koncentriert.

c) **Das Nervensystem und die Sinne des Säuglings.**

Ueber die physiologische Entwicklung des Nervensystems beim Säugling ist folgendes zu sagen. Angeboren sind gewisse Reflexe und auch koordinierte Bewegungsvorgänge, und zwar diejenigen, die für die Erhaltung des Lebens von Bedeutung sind (Atembewegungen, Saug- und Schluckakt). Das Saugen erfolgt beim Säugling reflek-

torisch, wenn ein Gegenstand seine Lippen berührt. Diejenigen koordinierten Bewegungen, die dem Stehen und Gehen dienen, finden sich beim menschlichen Säugling nicht gleich nach der Geburt, sondern werden erst erlernt am Ende des 1. oder im 2. Lebensjahre, die koordinierten Bewegungen für die Sprachbildung ebenfalls zu dieser Zeit oder noch später. Die Reflexerregbarkeit ist im Säuglingsalter größer als beim Erwachsenen. Reflexkrämpfe kommen z. B. nach verhältnismäßig geringen sensiblen Reizen vor (Zahnkrämpfe, Wurmkrämpfe).

Die Leitungsbahnen für die Sinnessphären des Großhirns sind zur Zeit der Geburt noch nicht alle markhaltig. Die Bahnen für die Sehsphäre entwickeln ihr Mark erst zur Zeit der Geburt, die Bahnen für die Hörsphäre erst nach der Geburt. Die Associationsfasern entwickeln sich erst vom 3. Monat nach der Geburt ab.

Was die Entwicklung der Sinne anlangt, so liegen folgende Angaben über die des Gesichtssinnes vor: Etwa in der 5. Woche treten Fixation, associierte Augenbewegungen, Lidschlußreflexe durch Belichtung der Macula lutea und akkommodative Pupillenreaktion auf; dagegen erfolgt erst im 5. Monat die Entwicklung der Orientierung im Gesichtsfeld, der Blickbewegungen und des Lidschlußreflexes auch von der Peripherie der Retina her. Bis zum 5. Monate werden die excentrischen Gesichtseindrücke nicht verwertet. Das Kind benimmt sich so, als ob sein Gesichtsfeld hochgradig eingeengt wäre. Ein fixiertes Objekt wird von der 5. Woche ab schon mit Augenbewegungen verfolgt, während excentrisch bewegte Objekte in der ersten Zeit keine Augenbewegungen zur Fixation auslösen. Der Säugling sieht im Anfang die Gegenstände noch nicht körperlich und es fehlt ihm ein Urteil über die Größe und Entfernung der Objekte. Das Kind greift z. B. nach dem Mond. Ferner wird angegeben, daß der Farbensinn nicht von Geburt an schon vorhanden sei. Die Farbenempfindung soll sich erst vom 16. Lebensmonate an entwickeln und die vollendete Farbenempfindung sogar erst im 5. oder 6. Lebensjahre vorhanden sein und zwar zuerst im Centrum, später in der Peripherie der Netzhaut.

Die übrigen Sinne sind von Geburt an schon in Funktion, doch wird angegeben, daß der Gehörssinn zuerst noch unvollkommen entwickelt sei; dem entspricht auch die mangelhafte Entwicklung der Bahnen für die Hörsphäre beim Neugeborenen.

Der Uebergang des Säuglingsalters in das Kindesalter ist gekennzeichnet durch die erste Dentition.

Die ersten Zähne, die sogenannten Milchzähne, entwickeln sich in folgender Reihenfolge.

Es entstehen zwischen dem

7.	und	8. Monat:	die beiden mittleren unteren Schneidezähne,
8.	„	10. „	die 4 oberen Schneidezähne,
12.	„	14. „	die 4 kleinen inneren Backzähne und die beiden unteren äußeren Schneidezähne,
18.	„	20. „	die 4 Augen- oder Eckzähne,
24.	„	34. „	die 4 kleinen äußeren Backzähne.

Zwischen $4\frac{1}{2}$ und 5 Jahren erscheinen die 4 ersten großen bleibenden Backzähne.

§ 2. Das Kindesalter.

Das Kindesalter ist zu rechnen von der ersten Dentition bis zur Pubertät. In ihm sind die physiologischen Funktionen nicht wesentlich verschieden von denen des Erwachsenen, nur ist der Gesamtstoffwechsel relativ größer als beim Erwachsenen, aus Gründen, die schon früher erörtert wurden (siehe S. 149), und es fehlen die Geschlechtsfunktionen. In das Kindesalter fällt übrigens die 2. Dentition. Sie beginnt im 7. Jahre und reicht im wesentlichen bis zum 15. Es werden die ersten Zähne dabei in verschiedener Reihenfolge durch neue ersetzt, und zugleich kommen 4 neue große Backzähne hinzu. Zwischen dem 18. und 25. Jahre, zuweilen sogar noch später, erscheinen dann schließlich die letzten großen Backzähne oder Weisheitszähne.

Ueber die Veränderungen der Körpergröße und des Körpergewichts mit zunehmendem Alter gibt die folgende Tabelle Aufschluß.

Alter	Mann		Weib	
	Länge m	Gewicht kg	Länge m	Gewicht kg
Geburt	0,5	3	0,5	3
5 Jahre . . .	1,0	15	0,95	14
10 „ . . .	1,3	25	1,2	24
15 „ . . .	1,6	44	1,5	40
20 „ . . .	1,7	60	1,6	52
30 „ . . .	1,7	65	1,6	55
40 „ . . .	1,7	65	1,6	55
60 „ . . .	1,65	62	1,52	54
80 „ . . .	1,6	58	1,5	49

§ 3. Die Pubertät.

Die Pubertät ist die Zeit der Geschlechtsreife, sie fällt in das 14.—17. Lebensjahr.

Die Pubertät ist durch mannigfache Veränderungen im Körper gekennzeichnet. Beim Manne beginnt die Samenbildung, es wachsen die Scham- und Barthaare; der Kehlkopf entwickelt sich stärker, womit der Stimmwechsel verbunden ist. Es erwacht der Geschlechtstrieb. Der männliche Charakter tritt entschieden hervor. Bei kastrierten Kindern fallen diese Erscheinungen aus.

Beim Weibe, bei dem die Pubertät etwas früher beginnt als beim Manne, tritt die Ovulation und Menstruation auf: die Schamhaare wachsen auch und die Brustdrüsen entwickeln sich.

§ 4. Das Greisenalter, die Rückentwicklung und der physiologische Tod.

Das Alter der höchsten Reife umfaßt beim Menschen das 25. bis 45. Lebensjahr. Von da ab beginnt die Rückentwicklung. Das Körpergewicht und die Körpergröße gehen wieder etwas zurück. Die Stoffwechselgröße nimmt ebenfalls ab. Die Funktionen der Organe lassen nach. Es entsteht im höchsten Alter eine große Schwäche der Organe, besonders des Gehirns und des Herzens, und diese führt schließlich zum physiologischen Tod oder zum Tod an Altersschwäche. Beim Weibe beginnt die Rückentwicklung mit dem Klimakterium, welches sich durch Aufhören der Ovulation und Menstruation kennzeichnet. Das höchste vom Menschen erreichte Alter kann über 100 Jahre betragen.

Sachregister.

A.

Abklingen der Netzhauterregung 231.
Absolute Muskelkraft 163.
Absorptionsspektra 27. 28.
Abwehrbewegungen 196.
Accelerans cordis 63. 202.
Aceton, Acetessigsäure 35.
Achsencylinderfortsatz 183.
Acidalbumin 26.
Acusticus 214. 247.
Adäquater Reiz 216.
Adaptation 232.
Adenin 41.
Akkommodation des Auges 222.
Aktionsstrom 164. 184.
Albumin 26.
Albuminoide 32.
Albumose 31. 111.
Alkalialbuminate 26.
Alkaloïdreagentien 25.
Alkohol 100. 145.
Allantoïn 40.
Allantoïs 268.
Aminosäuren 22.
Ammoniak 36. 87.
Amnion 268.
Amöboide Bewegung 46. 169.
Ampullen 251.
Anelektrotonus 187.
Anklingen der Netzhauterregung 231.
Antagonisten 175.
Aortenbögen 270.
Apnoë 71. 271.
Area vasculosa 269.
Arginin 23.
Aromatische Oxysäuren 43. 116.
Arterielles Blut 49.
Asparaginsäure 22.
Asphyxie 71.
Assimilation 2. 119.
Association 201. 210.
Astigmatismus 226.
Ataxie 204.
Atelektase 272.
Atemcentrum 70. 201.
Atemgröße 69.
Atmung 48. 66.
Atmungsgeräusche 70.
Augenachse 220.
Augenbewegungen 205. 236.
Augenlider 241.
Augenspiegel 227.
Ausnützung der Nahrungsstoffe 117.
Automatie 190.
Axon 183.

B.

Bauchpresse 119.
Befruchtung 7. 265.
Beißen 105.
Benzoësäure 41.
Biedermanns Flüssigkeit 167.
Bilirubin, Biliverdin 42. 83.
Binokuläres Sehen 240.
Biostition 4.
Biuret, Biuretreaktion 25. 36.
Blasse Muskeln 160.
Blastula 266.
Blickfeld 237. 239.
Blickpunkt 235. 239.
Blinder Fleck 230.

Blinzeln 205. 241.
Blutdruck 57.
Blutfarbstoff 27. 44.
Blutgase 48.
Blutgefäßdrüsen 127.
Blutgerinnung 47.
Blutkörperchen 44.
Blutkreislauf 51.
Blutplättchen 46.
Blutplasma 43. 46.
Blutserum 44. 47.
Bogengänge 204. 214. 250.
Brechkraft 218.
Brechungsindex 218.
Brot 103.
Brunnersche Drüsen 86.
Bruststimme 181.
Burdachsche Stränge 192.
Butter 102.

C.

Carnivoren 104.
Cellulose 18. 103.
Cerebrin 22.
Charniergelenk 173.
Chiasma 213.
Cholalsäure 42.
Cholesterin 21.
Cholin 21.
Chondrin, Chondroïtin 33.
Chorda tympani 64. 78. 214.
Chorioidea 227.
Chorion 268.
Chromatische Aberration 225.
Chylus 73. 123.
Ciliarmuskel 224.
Cortisches Organ 246.
Crista acustica 251.
Curare 165. 191.
Cystin 23. 88.

D.

Darmbewegungen 113.
Darmfäulnis 116.
Darmsaft 86. 116.
Darmverdauung 113.
Darwins Theorie 7.
Decidua 276.
Depressor 62. 64.
Dextrin 18. 107.
Dextrose 17. 107.
Diabetes 88. 125. 130.
Diastatische Fermente 34. 106. 114.
Diastole 53.
Differenzton 249.
Dikrotismus 59.
Dioptrie 219.
Dioptrik 217.
Direktes Sehen 235.
Disaccharose 17.
Dissimilation 2.
Dissociation 48.
Dissonanz 249.
Dotterkreislauf 269.
Dottersack 268.
Ductus Arantii 270.
Ductus Botalli 270.
Durst 105. 260.
Dyslysin 42.
Dyspnoë 71.

E.

Ei 101. 263.
Eihäute 268.
Einfachsehen 240.
Eiweißstoffe 22. 98.
Eiweißkost 142.
Ejakulation 263.
Ektoderm 266.
Elastin 33.
Elektrische Reize 3. 166. 186.
Elektrokardiogramm 54.
Elektrotonus 187.
Embryo 266.
Empfindungskreis 258.
Endolymphe 247.
Entoderm 266.
Entoptische Erscheinungen 226.
Enzyme 34.
Erbrechen 109.
Erektion 263.
Erholung 4. 168.
Ermüdung 4. 160. 168.
Erregbarkeit 3. 168. 185.
Eupnoë 71.

F.

Fäces 117.
Farbenblindheit 234.
Farbenempfindung 233.
Fermente 34.
Fernpunkt 224.

Fettbildung 145.
Fette 19. 99. 143.
Fettmast 145.
Fettspaltende Fermente 34. 115.
Fibrin, Fibrinogen 47.
Fieber 155.
Fistelstimme 181.
Fixieren 235.
Fleisch 101.
Fleischmast 145.
Fleischmilchsäure 35.
Flimmerbewegung 169.
Fötaler Kreislauf 269.
Formanten 182.
Fovea centralis 235.
Fruchtwasser 273.
Furchung 266.

G.

Gärung 16.
Galaktose 17.
Galle 83. 115.
Gallenfarbstoffe 42. 83.
Gallensäuren 41. 83.
Ganglienzelle 183. 190.
Gase des Blutes 48.
Geburt 276.
Gefäßcentren 63. 202.
Gefäßnerven 63.
Gefäßschattenfigur 229.
Gehen 175.
Gehirnnerven 213.
Gehörgang 242.
Gehörknöchelchen 243.
Gelenke 171.
Genußmittel 100. 145.
Geräusche 250.
Geruch 252.
Geschmack 253.
Gesichtsfeld 236.
Gesichtslinie 236.
Gesichtswinkel 235.
Gewebeatmung 51.
Gewürze 100.
Glaskörper 220. 242.
Glatte Muskeln 156. 167.
Globulicide Wirkung des Serums 45.
Globuline 26.
Glomeruli 89.
Glossopharyngeus 214. 253.
Glutaminsäure 22.
Glutin 33.
Glycerin 19.
Glykocholsäure 42. 83.
Glykogen 19. 124.
Glykokoll 22. 42.
Glykoproteïde 28.
Glykosamin 17.
Glykoside 16.
Gollscher Strang 192. 199.
Gowersscher Strang 192.
Großhirn 206.
Guanin 41.
Guanidin 38.
Gummi 18. 29.

H.

Hämatin 28.
Hämatoïdin 28.
Hämatoporphyrin 28.
Hämin 28.
Hämochromogen 28.
Hämoglobin 27. 44.
Halbseitenläsion 194.
Harnentleerung 92. 198.
Harnfarbstoff 88.
Harnsäure 39. 87.
Harnsekretion 86.
Harnstoff 36. 87.
Hauptpunkte 218.
Hautatmung 51.
Hautsinn 255.
Hauttalg 94.
Hefe 16.
Henlesche Schleife 88.
Herbivoren 104.
Herz 52.
Herzmuskel 52. 167.
Herznerven 53. 62. 201.
Herztöne 56.
Hexonbasen 23.
Hintere Wurzeln 193. 212.
Hippursäure 41. 87.
Histidin 23.
Histone 26.
Hoden 131. 262.
Hörsphäre 208.
Homoiotherme Tiere 153.
Hornhaut 220.
Horopter 240.
Hubhöhe 160. 162.
Humor aqueus 220.
Hunger 105. 139. 260.
Husten 72.
Hydrobilirubin 42.
Hypermetropie 225.

Hypnose 211.
Hypoxanthin 41.

I.

Identische Netzhautstellen 240.
Idiomuskuläre Kontraktion 165.
Ikterus 85.
Indican 87.
Indirektes Sehen 235.
Indol 43. 116.
Inosit 17.
Interkostalmuskeln 67.
Iris 226.
Irradiation 232.
Isodynamie 99. 151.
Isometrische Zuckung 159.
Isotonische Zuckung 159.

J.

Jecorin 22.
Jodothyrin 11. 128.

K.

Kälteempfindung 257.
Käse 102.
Kalorie, Kalorimeter 151.
Kaltblüter 153.
Kammerwasser 220. 242.
Kapillaren 58.
Kardinalpunkte 220.
Kardiogramm 57.
Kaseïn 30. 95. 112.
Katelektrotonus 187.
Kauen 105.
Kehlkopf 178.
Keilstränge 192.
Keimblase 266.
Keimdrüse 276.
Keratin 33.
Kern, Kernteilung 4. 6.
Klangfarbe 181. 249.
Klappen des Herzens 52. 54.
— der Venen 61.
Kleinhirn 203.
Kleinhirnseitenstrang 192. 200.
Klopfversuch 62.
Kniephänomen 196.
Knochenverbindungen 171.
Knotenpunkt 218.
Körperfühlsphäre 207.
Kohlehydrate 15. 99. 124. 143.
Kohlenoxydhämoglobin 28.
Kohlensäure 35.
— im Blute 48.
Kollagen 33.
Kollateralen 183. 195.
Komplementärfarben 233.
Komplementärluft 69.
Konsonanten 182.
Konsonanz 249.
Kontraktionswelle 161.
Kontrast 232. 235.
Konvergenz 218. 239.
Koordination 203.
Kostmaß 100. 144.
Kotentleerung 118. 198.
Krämpfe 196. 203.
Kraftwechsel 2. 150.
Kreatin 38. 157.
Kreatinin 38. 87.
Kresol 116.
Kresolschwefelsäure 87.
Kugelgelenk 172.
Kurzsichtigkeit 225.

L.

Lab 34. 80. 113.
Labyrinth 245.
Lähmung 4.
Lävulose 16.
Laktose 18.
Lamina spiralis 246.
Latenzzeit 160.
Laufen 175.
Lebendige Substanz 1.
Lebenskraft 1.
Leber 83. 124. 129.
Lecithin 21.
Leim 33.
Leucin 22.
Leukocyten 45.
Lider 205. 241.
Lieberkühnsche Drüsen 86.
Linse 220. 242.
Lipase 115.
Lokalisationslehre 206.
Lungen 49. 68.
Luxuskonsumtion 142.
Lymphe, Lymphdrüsen 73.
Lysin 23.

M.

Macula lutea 229.
Maculae acusticae 251.
Magensekretion 79.
Magenverdauung 108.
Maltase 107. 114.
Maltose 17. 107.
Markscheidenentwicklung 274.
Meconium 272.
Medulla oblongata 201.
Melanin 28.
Menstruation 265.
Mesoderm 266.
Methämoglobin 28.
Milch 95. 102.
Milchgerinnung 95. 112.
Milchsäure 35.
Milchsekretion 95.
Milchzucker 18. 95.
Millons Reagens 25.
Milz 74.
Mischfarben 233.
Monosaccharose 15.
Motorische Nerven 189. 193.
Motorische Rindenfelder 210.
Mouches volantes 226.
Mucin 29.
Mucoïde 29.
Müllerscher Gang 276.
Munddrüsen 77.
Mundverdauung 105.
Muskelarbeit 146. 162.
Muskelerregbarkeit 165.
Muskelfaser 156.
Muskelgefühl 259.
Muskelkontraktion 158.
Muskelkraft 163.
—, Quelle der 146. 158.
Muskelstarre 168.
Muskelstoffwechsel 146. 158.
Muskelstrom 164.
Muskelton 162.
Myopie 225.
Myosin 157.

N.

Nabelstrang 268.
Nachbild 231.
Nahepunkt 224.
Nahrungsbedürfnis 99.
Nahrungsstoffe 96. 139.
Narkotika 186.
Nebennieren 129.
Negative Nachbilder 232.
— Schwankung 165. 184.
Negativitätswelle 164.
Nervenendorgan 191.
Nervenfasern 183.
Nervenleitung 183.
Nervenstrom 184.
Nervenzellen 183. 190.
Netzhaut 228,
Neurin 21.
Neurit 183.
Neurokeratin 33.
Neuron 183.
Niere 88.
Niesen 72.
Nucleïn, Nucleoproteïde 29.
Nucleïnbasen 29. 41.
Nucleïnsäuren 29.
Nystagmus 205.

O.

Oeffnungstetanus 187.
Oeffnungszuckung 166. 186.
Oesophagus 107.
Ohr 242.
Oleïnsäure 19.
Ontogenese 7.
Ophthalmometer 221.
Optische Achse 219.
— Täuschungen 241.
Organempfindungen 259.
Ortssinn der Netzhaut 235.
— — Haut 258.
Osazone 16.
Otolithen 251.
Ovalgelenk 172.
Ovulation 264.
Oxalsäure 35.
Oxyhämoglobin 27. 45. 48.

P.

Palmitinsäure 19.
Pankreas 82. 114. 130.
Paranucleïne 30.
Paukenhöhle 243.
Pentosen 15.
Pepsin 34. 80. 110.
Pepton 31. 111.
Perilymphe 247.
Perimeter 236.
Periskopie 225.

Peristaltik 113.
Pfeilgift 165. 191.
Phenol 43. 116.
Phenolschwefelsäure 87.
Phylogenese 7.
Physiologische Kochsalzlösung 14.
Pilomotoren 215.
Pigmente 22. 28.
Piqûre 125. 203.
Placenta 71. 268. 270.
Plasma des Blutes 46.
— des Muskels 157.
Plethysmograph 60.
Poikilotherme Tiere 153.
Polysaccharose 18.
Positive Nachbilder 231.
Presbyopie 225.
Pressorische Nerven 64.
Protagon 22.
Protamine 31.
Proteïde 27.
Proteïne 26.
Proteoïde 32.
Proteosen 30.
Protoplasma 4. 169.
Psychophysische Processe 8. 191. 210.
Psychophysisches Gesetz 217.
Ptomaïne 23.
Ptyalin 77. 106.
Pubertät 282.
Puls 58.
Pupillenreaktion 205. 226.
Purinkörper 29. 39.
Pylorus 80. 108.
Pyramidenbahnen 192. 199.

R.

Raddrehung der Augen 238.
Reaktion 191.
Reaktionszeit 210.
Reduciertes Auge 222.
Reflexe 191. 195.
Reflexhemmung 197.
Reflexzeit 197.
Refraktionsanomalien 225.
Regio olfactoria 252.
Reibungslaute 182.
Reitbahnbewegung 205.
Reizbarkeit, Reize 3.
Reizschwelle 217.
Reserveluft 69.
Residualluft 69.
Resonanz 181. 249.
Resorption 119.
Respiration 66.
Respirationsluft 69.
Respiratorischer Quotient 50. 135.
— Stoffwechsel 132.
Retina 228.
Richtungskörper 265.
Riechsphäre 210.
Riechzellen 252.
Ringers Flüssigkeit 167.
Rippenbewegung 66.
Rohrzucker 17.
Rollbewegungen 205.
Rote Muskeln 160.
Rückenmark 192.
Rückenmarksnerven 212.

S.

Saccharose 17.
Sacculus 247.
Salze 12. 97.
Salzsäure 12. 79. 110.
Samen 261.
Samenfäden 170. 262.
Sarkoplasma 156. 160.
Sarkosin 38.
Sattelgelenk 172.
Sauerstoff im Blut 48.
Saugen 106.
Scala tympani 245.
— vestibuli 245.
Schallempfindung 246.
Scheiners Versuch 223.
Schilddrüse 127.
Schlaf 211.
Schleife 199.
Schleim, Schleimdrüsen 78.
Schließungstetanus 187.
Schließungszuckung 166. 186.
Schlingen, Schlucken 107.
Schmerzempfinduug 257. 259.
Schnecke 245.
Schritt 177.
Schwangerschaft 276.
Schwebungen 249.
Schweißsekretion 93. 152.
Schwerpunkt des Körpers 176.
Schwindel 205. 252.
Sehaxe 236.
Sehpurpur 230.
Sehschärfe 235.
Sehsphäre 209.
Sekretionen 76.

Sekundäre Zuckung und Tetanus 164.
Sensible Nerven 189. 193.
Serum 44. 47.
Simultaner Kontrast 232. 235.
Sinnessphären 207.
Skatol 43. 116.
Skatolaminoessigsäure 23.
Spannkraft, chemische 3. 150.
Specifische Energie 216.
Speichel 77. 106.
Spermatozoën 170. 262.
Sphärische Aberration 225.
Sphygmograph 59.
Spirometer 69.
Spitzenstoß 56.
Sprachcentrum 210.
Sprache 182.
Stäbchen der Netzhaut 234.
Stärke 18. 106.
Stapedius 244.
Steapsin 34. 82. 115.
Stearinsäure 19.
Stehen 175.
Stereoskop 241.
Stickstoffgleichgewicht 134.
Stimme, Stimmbänder 178.
Stoffwechsel 1. 9. 131.
Stoffwechselprodukte 34.
Stromuhr 60.
Strychnin 197.
Summation der Zuckungen 161.
Summationston 249.
Sympathicus 215.
Synchondrosen 171.
Synergeten 175.
Synovia 171.
Syntonin 26.
Systole 53.

T.

Tabes dorsalis 194.
Tastempfindung 255.
Taurin 42.
Taurocholsäure 42. 83.
Temperatursinn 257.
Tensor tympani 244.
Tetanus 161.
Thalamus opticus 203.
Thrombin 47.
Thymus 74. 128.
Thyreoidea 127.
Tod 6. 282.
Tonhöhe 180. 248.
Tonus 190.
Totenstarre 168.
Tränensekretion 94. 241.
Transfusion 65.
Traubenzucker 17. 107. 124.
Trommelfell 243.
Trypsin 34. 82. 114.
Tryptophan 23. 115.
Tuba Eustachii 245.
Tyrosin 23.

U.

Unterschiedsschwelle 217.
Uraminobenzoësäure 37.
Urnieren 273.
Urobilin 42.
Urzeugung 261.
Uterus 276.
Utriculus 247.

V.

Vagus 62. 72. 214.
Vasodilatatoren 64.
Vasokonstriktoren, Vasomotoren 63.
Venenklappen 61.
Vegetarismus 104.
Venöses Blut 49.
Verdauung 105.
Verdauungsarbeit 147.
Vererbung 7.
Verkürzungsrückstand 160.
Verlängertes Mark 201.
Vernix caseosa 273.
Verschlußlaute 182.
Vierhügel 203.
Vitalkapacität 69.
Vitellin 26.
Vokale 182.
Vordere Wurzeln 193. 212.
Vorkern 265.

W.

Wachstum 6.
Wärmebildung 148. 150. 163.
Wärmeempfindung 257.
Wärmeregulation 148. 153. 205.
Wärmestarre 166. 169.
Warmblüter 153.
Wasser 12. 35. 97.
Webers Gesetz 217.
Wehen 277.

Weinen 94.
Weitsichtigkeit 225.
Wochenbett 277.
Wolffscher Gang und Körper 273. 276.

X.

Xanthin 41.
Xanthoproteïnreaktion 25.

Z.

Zapfen der Netzhaut 234.
Zelle 4.
Zellteilung 6.
Zeugung 7. 261.
Zitterlaute 182.
Zonula Zinnii 224.
Zotten des Darms 120.
— der Eihaut 267.
Zucker 15.
Zuckerstich 125. 203.
Zuckung 159.
Zuckungsgesetz 187.
Zungenbewegung 106.
Zwangsbewegungen 205.
Zweckmäßigkeit 7.
Zwerchfell 66.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

MEDICINISCHE WERKE

AUS DEN LETZTEN JAHREN

im Verlage von

FERDINAND ENKE IN STUTTGART.

Verlag von FERDINAND ENKE in Stuttgart.

Handbuch der praktischen Medicin.

Unter Mitwirkung zahlreicher Gelehrter redigirt von

Dr. W. Ebstein, Geh. Medicinalrath, o. Professor in Göttingen, und **Dr. J. Schwalbe,** Herausgeber der Deutschen med. Wochenschr.

herausgegeben von

W. Ebstein.

Fünf Bände.

I. Band. **Die Krankheiten der Athmungs- und Kreislaufsorgane.**

Bearbeitet von Geh. Medicinalrath Prof. Dr. König in Berlin, Prof. Dr. Lenhartz in Hamburg, Prof. Dr. von Liebermeister in Tübingen, o. Prof. Dr. Romberg in Marburg, o. Prof. Dr. Strübing in Greifswald, Prof. Dr. Unverricht in Magdeburg.

Mit 114 Abbildungen. gr. 8°. 1899. geh. M. 24.—; in Halbfranz geb. M. 27.—.

II. Band. **Die Krankheiten des Blutes, der blutbereitenden Organe und der Verdauungsorgane.**

Bearbeitet von Geh. Medicinalrath Prof. Dr. Braun in Göttingen, Geh. Medicinalrath Prof. Dr. Ebstein in Göttingen, Prof. Dr. Epstein in Prag, Prof. Dr. Kraus in Berlin, Oberarzt Dr. Kümmell in Hamburg, Prof. Dr. Lauche in Christiania, Prof. Dr. Pel in Amsterdam, Hofrath Prof. Dr. Pribram in Prag, Prof. Dr. Sultan in Göttingen.

Mit 130 Abbildungen. gr. 8°. 1900. geh. M. 26.60; in Halbfranz geb. M. 29.60.

III. Band. I. Theil. **Die Krankheiten der Harnorgane und des männlichen Geschlechtsapparates. Venerische Krankheiten.**

Bearbeitet von Geh. Medicinalrath Prof. Dr. P. Fürbringer in Berlin, Prof. Dr. Jadassohn in Bern, Oberarzt Dr. Kümmell in Hamburg, Prof. Dr. E. Leser in Halle a. S., Prof. Dr. S. Rosenstein in Leiden.

Mit 226 Abbildungen. gr. 8°. 1900. geh. M. 15.—; in Halbfranz geb. M. 18.—.

III. Band. II. Theil. **Krankheiten der Haut. Die sogenannten Constitutionskrankheiten. Krankheiten der Bewegungsorgane.**

Bearbeitet von Prof. Dr. Damsch in Göttingen, Geh. Medicinalrath Prof. Dr. Ebstein in Göttingen, Prof. Dr. Jadassohn in Bern, Geh. Medicinalrath Prof. Dr. Neisser in Breslau, Geh. Medicinalrath Prof. Dr. J. Rosenbach in Göttingen.

Mit 99 Abbildungen. gr. 8°. 1901. geh. M. 21.—; in Halbfranz geb. M. 24.—.

IV. Band. **Die Krankheiten des Nervensystems.**

Bearbeitet von Geheimrath Prof. Dr. Eulenburg in Berlin, Geheimrath Prof. Dr. Jolly in Berlin, Prof. Dr. Kölliker in Leipzig, Prof. Dr. Nicolaier in Berlin, Prof. Dr. Obersteiner in Wien, Prof. Dr. Redlich in Wien, Geheimrath Prof. Dr. Schmidt-Rimpler in Halle a. S., Prof. Dr. Steinbrügge in Giessen, Prof. Dr. Ziehen in Utrecht.

Mit 48 Abbildungen. gr. 8°. 1900. geh. M. 21.—; in Halbfranz geb. M. 24.—.

V. Band. **Psychiatrie. Infectionskrankheiten. Zoonosen. Vergiftungen.**

Bearbeitet von Geh. Medicinalrath Prof. Dr. Brieger in Berlin, Prof. Dr. Dehio in Dorpat, Dr. Finlay in Havanna, Geh. Medicinalrath Prof. Dr. Harnack in Halle a. S., Stabsarzt Dr. Marx in Frankfurt a. M., Prof. Dr. Mendel in Berlin, Prof. Dr. Nicolaier in Berlin, Oberarzt Dr. Reiche in Hamburg, Prof. Dr. Rumpf in Bonn, Prof. Dr. J. Schwalbe in Berlin, Prof. Dr. Sticker in Giessen, Prof. Dr. Unverricht in Magdeburg, Prof. Dr. Wassermann in Berlin.

Mit 47 Abbildungen. gr. 8°. 1901. geh. M. 21.—; in Halbfranz geb. M. 24.—.

Einbanddecken à M. 1.60.

Bernstein, Prof. Dr. J., **Lehrbuch der Physiologie** des thierischen Organismus, im speziellen des Menschen. Zweite, umgearbeitete Auflage. Mit 276 Textabbildungen. gr. 8°. 1900. geh. M. 14.—.

Biedert, Prof. Dr. Ph., **Die Kinderernährung im Säuglingsalter** und die Pflege von Mutter und Kind. Wissenschaftlich und gemeinverständlich dargestellt. Vierte, ganz neubearbeitete Auflage. Mit 12 Abbildungen und 1 farbigen Tafel. gr. 8°. 1900. geh. M. 6.—; in Leinwand gebunden M. 7.—.

Biedert, Prof. Dr. Ph., und **Fischl**, Docent Dr. R., **Lehrbuch der Kinderkrankheiten.** Zwölfte, sehr vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 2 farbigen Tafeln und 73 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1902. geh. M. 18.—; in Leinwand geb. M. 19.60.

Ebstein, Geheimrat Prof. Dr. W., **Dorf- und Stadthygieine.** Unter besonderer Rücksichtnahme auf deren Wechselbeziehungen für Aerzte und die mit der Wahrnehmung der Interessen der öffentlichen Gesundheitspflege betrauten Verwaltungsbeamten. Mit 2 Abbildungen. gr. 8°. 1902. geh. M. 4.—.

Ebstein, Geheimrat Prof. Dr. W., **Die Tastpercussion.** Ein Leitfaden für den klinisch. Unterricht und für die ärztliche Praxis. Mit 7 Abbildungen. 8°. 1901. geh. M. 1.60.

Ebstein, Geheimrat Prof. Dr. W., **Die chronische Stuhlverstopfung in der Theorie und Praxis.** 8°. 1901. geh. M. 5.40.

Fischer, Oberarzt Dr. M., **Laienwelt und Geisteskranke.** gr. 8°. 1903. geh. M. 4.80.

Forel, Prof. Dr. A., **Der Hypnotismus und die suggestive Psychotherapie.** Vierte, umgearbeitete Auflage. gr. 8°. 1902. geh. M. 5.—; in Leinwand gebunden M. 6.—.

Fritsch, Geheimrat Prof. Dr. H., **Gerichtsärztliche Geburtshülfe.** Mit 14 in den Text gedruckten Figuren. gr. 8°. 1900. geh. M. 5.60; in Leinwand gebunden M. 6.60.

Gocht, Dr. H., **Handbuch der Röntgen-Lehre.**

Zum Gebrauche für Mediziner. Zweite, umgearbeitete und vermehrte Auflage. Mit 104 Textabbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 10.—; in Leinwand gebunden M. 11.—.

Heim, Prof. Dr. L., **Lehrbuch der Hygiene.** Mit 43 Abbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 8.—; in Leinwand gebunden M. 9.—.

Hoffa, Geheimrat Prof. Dr. A., **Lehrbuch der orthopädischen Chirurgie.** Vierte Auflage. Mit 810 Abbildungen. gr. 8°. 1902. geh. M. 23.—; in Leinwand gebunden M. 24.60.

Hoffa, Geheimrat Prof. Dr. A., **Technik der Massage.** Vierte verbesserte Auflage. Mit 43 teilweise farbigen Abbildungen im Text. gr. 8°. 1903. geh. M. 3.—; in Leinwand gebunden M. 4.—.

Holländer, Dr. E., **Die Medizin in der klassischen Malerei.** Mit 165 Textabbildungen. 4°. 1903. geh. M. 16.—: elegant in Leinwand gebunden M. 18.—.

Jahrbuch der praktischen Medicin. Kritischer Jahresbericht für die Fortbildung der praktischen Aerzte. Herausgegeben von Prof. Dr. J. Schwalbe. Jahrgang 1903. gr. 8°. geh. M. 10.—; in Leinwand gebunden M. 11.—.

Jellinek, Dr. S., **Elektropathologie.** Die Erkrankungen durch Blitzschlag und elektrischen Starkstrom in klinischer und forensischer Darstellung. Mit 72 Abbildungen und 4 chromolithographischen Tafeln. gr. 8°. 1903. geh. M. 9.—.

Kobert, Prof. Dr. R., **Compendium der praktischen Toxikologie.** Vierte Auflage. Mit 38 Tabellen. 8°. 1903. geh. M. 5.—: in Leinwand gebunden M. 6.—.

Kobert, Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Intoxikationen.**

Zweite, durchweg neubearbeitete Auflage. Zwei Bände. I. Band: Allgemeiner Teil. Mit 69 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1902. geh. M. 7.—. Der zweite, spezielle Teil befindet sich im Druck.

v. Krafft-Ebing, Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Psychiatrie**

auf klinischer Grundlage für praktische Aerzte und Studierende. Siebente vermehrte und verbesserte Auflage. gr. 8°. 1903. geh. M. 14.—; in Leinwand gebunden M. 15.20.

v. Krafft-Ebing, Prof. Dr. R., **Psychopathia sexualis.**

Mit besonderer Berücksichtigung der conträren Sexualempfindung. Eine medicinisch-gerichtliche Studie für Aerzte und Juristen. Zwölfte verbesserte und vermehrte Auflage. gr. 8°. 1903. geh. M. 10.—; in Leinwand gebunden M. 11.20.

Marchand, Geheimrat Prof. Dr. F., **Der Process der Wundheilung**

mit Einschluss der Transplantation. Mit 108 Abbildungen. gr. 8°. 1901. geh. M. 20.—.

Martin, Prof. Dr. A., **Diagnostik der Bauchgeschwülste.**

Mit 26 Textabbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 8.—.

Mendel, Prof. Dr. E., **Leitfaden der Psychiatrie.** Für Studierende der Medicin. 8°. 1902. geh. M. 5.—; in Leinwand gebunden M. 6.—.

Moll, Dr. A., **Aerztliche Ethik.** Die Pflichten des Arztes in allen Beziehungen seiner Tätigkeit. gr. 8°. 1902. geh. M. 16.—; in Leinwand gebunden M. 17.40.

Nassauer, Dr. M., **Doktorsfahrten.** Aerztliches und Menschliches. kl. 8°. 1902. geh. M. 2.80; elegant gebunden M. 3.60.

Orschansky, Prof. Dr. J., **Die Vererbung im gesunden und im krankhaften Zustande** und die Entstehung des Geschlechts beim Menschen. Mit 41 in den Text gedruckten Abbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 9.—.

Politzer, Prof. Dr. A., **Lehrbuch der Ohrenheilkunde**

für praktische Aerzte und Studirende. Vierte, gänzlich umgearbeitete Auflage. Mit 346 in den Text gedruckten Abbildungen. gr. 8°. 1901. geh. M. 17.—; in Leinwand gebunden M. 18.40.

Rosinski, Doc. Dr. B., **Die Syphilis in der Schwangerschaft.** Mit 7 chromolithographischen Tafeln und 17 Textfiguren. gr. 8°. 1903. geh. M. 10.—.

Schenck, Prof. Dr. F., **Physiologisches Practicum.** Eine Anleitung für Studirende zum Gebrauch in praktischen Cursen der Physiologie. Mit 153 Abbildungen. gr. 8°. 1895. geh. M. 7.—.

Stein, E. H., **Tierphysiologisches Praktikum.** Uebungen aus dem Gebiete der physiologischen Chemie und verwandten Zweigen für Tierärzte und Landwirte. Mit 20 Abbildungen im Text. 8°. 1903. geh. M. 4.—: in Leinwand gebunden M. 4.80.

Stratz, Dr. C. H., **Der Körper des Kindes.** Für Eltern, Erzieher, Aerzte und Künstler. Mit 167 in den Text gedruckten Abbildungen und 2 Tafeln. Zweite Auflage. gr. 8°. 1904. geh. M. 10.—; elegant in Leinwand gebunden M. 11.40.

Stratz, Dr. C. H., **Die Schönheit des weiblichen Körpers.** Den Müttern, Aerzten und Künstlern gewidmet. Fünfzehnte Auflage. Mit 193 teils farbigen Textabbildungen, 5 Heliogravüren, 1 Tafel in Autotypie und 1 Tafel in Farbendruck. gr. 8°. 1904. geh. M. 12.—; elegant in Leinwand gebunden M. 13.40.

Vogel, Assistenzarzt Dr. G., **Leitfaden der Geburtshülfe für praktische Aerzte und Studierende.** Mit 216 Textabbildungen. 8°. 1902. geh. M. 6.—; in Leinwand gebunden M. 7.—.

v. Zeissl, Prof. Dr. M., **Lehrbuch der venerischen Krankheiten.** (Tripper, Venerisches Geschwür, Syphilis.) Mit 50 Textabbildungen. gr. 8°. 1902. geh. M. 10.—: in Leinwand gebunden M. 11.20.

Zweifel, Geheimrat Prof. Dr. P., **Lehrbuch der Geburtshülfe.** Für Aerzte und Studierende. Fünfte, vollständig umgearbeitete Auflage. Mit 237 teils farbigen Abbildungen im Text. gr. 8°. 1903. geh. M. 14.—; in Leinwand gebunden M. 15.20.